Aus dem zoolog. Institut München.

Experimentelle Untersuchungen über die Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden

(Simocephalus vetulus und Moina rectirostris var. Lilljeborgii).

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

bei der

philosophischen Fakultät

der

Ludwig-Maximilians-Universität zu München

vorgelegt von

Georg Papanicolau

aus Kymi (Griechenland).

Erlangen.

K. B. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn.

1911.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545819_0035

I. Geschichtliches.

Die Geschichte der Fortpflanzungsverhältnisse bei der Familie der Daphniden beginnt mit Swammerdam (1637—80), dem ersten Naturforscher, der eine Daphnide näher untersucht und beschrieben hat. Die ersten Forscher, die, infolge des überwiegenden parthenogenetischen Fortpflanzungsmodus der Repräsentanten dieser umfangreichen Gruppe, nur weibliche Tiere beobachteten, haben die Vermutung ausgesprochen, dass die Tiere zwittrig seien. Diese falsche Ansicht wurde von O. Müller (1) widerlegt, der die ersten Männchen auffand und durch seine umfangreichen Untersuchungen die Grundlage für die späteren Forschungen legte. Weitere Schwierigkeiten machte den älteren Beobachtern die eigentümliche Bildung der Ephippien, welche die Aufgabe haben, die Dauereier vor der Austrocknung zu schützen. So hielt man dieselben lange Zeit für krankhafte Missbildungen, bis spätere Untersuchungen uns über ihre physiologische Funktion Klarheit brachten.

Nachdem nun alle diese Eigentümlichkeiten der Fortpflanzung der Daphniden in ihrem Wesen erkannt worden waren und die Existenz einer parthenogenetischen Fortpflanzung durch (sich ohne Befruchtung entwickelnde) Sommer- oder Subitaneier einerseits, andererseits einer in späterer Zeit auftretenden gamogenetischen[1]) Fortpflanzung durch die Bildung von befruchtungsbedürftigen Winter- oder Dauereiern bestätigt war, richtete sich die Aufmerksamkeit der Forscher auf die bis jetzt noch nicht in ihrem ganzen Umfange geklärte Frage, ob das Auftreten und die Dauer dieser zwei Fortpflanzungsweisen nur durch innere Faktoren bedingt sei, oder ob vielmehr auch äußere Einflüsse dabei eine Rolle spielen. Erst Lubbock (2) und später Kurz (3) und Schmankewitsch (4) sind, teils durch Beobachtungen im Freien, teils durch experimentelle Untersuchungen zu der Ansicht gekommen, dass ungünstige Lebensverhältnisse (Nahrungsmangel, Kälte, Austrocknung, Verunreinigung,

1) Die Ausdrücke „gamogenetisch“ und „Gamogenesis“ im Gegensatz zu „parthenogenetisch“ und „Parthenogenesis“ scheinen mir besser als die bis jetzt gebrauchten Ausdrücke „sexuell oder geschlechtlich“ und „Sexualität oder Geschlechtlichkeit“ zu sein.

Konzentration des Salzgehaltes des Wassers u. s. w.) die Ursache des Überganges von der Parthenogenesis zur Gamogenesis bilden.

Einen Bekämpfer hat diese Auffassung in Weismann (5) (1880) gefunden, der auf Grund ausgedehnter Beobachtungen und Experimente die vollständige Unabhängigkeit der Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden von äußeren Faktoren verteidigte. Nach Weismann hat sich durch Selektion eine zyklische Periodizität der Fortpflanzungsmodi herausgebildet, die ganz unabhängig von jedem äußeren Einfluss einen je nach den verschiedenen Arten verschiedenen Verlauf nimmt[2]).

Diese Auffassung Weismann's von der vollständigen Unabhängigkeit der Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden von allen äußeren Einflüssen focht erst L. R. de Kerhervé (6) (1892) an, der durch Experimente an *Daphnia magna* und *Daphnia lacustris* zu der Ansicht gekommen war, dass die Ernährung als ein geschlechtsbestimmender Faktor zu betrachten sei, da der Hunger das Auftreten der gamogenetischen Fortpflanzung herbeiführen kann, reichliche Nahrung dagegen die parthenogenetische Fortpflanzung zu verlängern imstande ist. Zu derselben Ansicht kam auch Issakowitsch (7) (1905), der eine Abhängigkeit der Fortpflanzungsverhältnisse von Temperatur und Nahrung bei *Simocephalus vetulus* und *Daphnia magna* beweisen konnte. Diese Resultate von Issakowitsch wurden sofort von Keilhack (8) und Strohl (9) angefochten, die auf Grund von eigenen Beobachtungen an *Polyphemus pediculus* die Weismann'sche Unabhängigkeitslehre verteidigten. Dieselbe Ansicht vertrat in neuerer Zeit Fräulein Kuttner (10) nach Untersuchungen an mehreren Daphnidenarten, während andererseits Professor Woltereck (11) mit seinen Schülern und Dr. Langhans (12) einen Einfluss gewisser äußerer Faktoren (Nahrung, chemische Beschaffenheit des Wassers), bestätigten.

Bevor ich nun in eine eingehendere Erörterung und Kritik dieser Arbeiten eintrete, will ich eine Beschreibung meiner eigenen Experimente geben, die ich auf Anregung von Herrn Prof. R. Hertwig im zoolog. Institut von München vom Anfang Mai 1909 bis Ende Februar 1910 durchgeführt habe.

II. Material und Methoden.

Ich habe meine Untersuchungen an zwei Daphnidenarten vorgenommen, einem Teichbewohner *Simocephalus vetulus* (O. F Müller) und einem Pfützenbewohner, *Moina rectirostris* var. *Lilljeborgii* (Schödler), beide aus Dauereiern gezüchtet. Die Dauereier von

2) Weismann unterscheidet polyzyklische, monozyklische und azyklische Formen, je nachdem sie in einem Jahre mehrmals (Bewohner der kleinen Pfützen), einmal (Bewohner der größeren Tümpel), oder gar nicht (Bewohner der größeren Seen) eine gamogenetische Fortpflanzung durchmachen.

Simocephalus sammelte ich im Schlamm eines großen Teiches[3]) des Nymphenburger Parkes am Ende April 1909 und züchtete sie in großen Gläsern (2 Liter Inhalt). Am 17. Mai 1909 ist das erste parthenogenetische Weibchen ausgeschlüpft und aus diesem Exemplar, welches ich in Zimmertemperatur züchtete, stammen alle meine *Simocephalus*-Kulturen.

Fünf andere parthenogenetische Weibchen, welche am 16., 17. und 19. Mai aus anderen Dauereiern ausgeschlüpft waren, kultivierte ich unter anderen Bedingungen (hohe und niedrige Temperatur, Hunger), aber nur für die Dauer einer Generation.

Die Dauereier von *Moina* stammten dagegen aus einem sehr kleinen Tümpel bei Irschenhausen, welcher Anfang Juli auszutrocknen begann. Die Tiere waren in ausgesprochener gamogenetischer Fortpflanzung; ich entnahm sie einem großen Glas, welches der Institutsdiener Schwenold ins Institut gebracht hatte; am 12. Juli 1909 konnte ich etwa 100 frisch abgelegte Dauereier sammeln, die ich unter verschiedenen Bedingungen (Kälte, Zimmertemperatur, Wärme, Austrocknung, Einfrieren) züchtete. Von den Tieren, welche aus diesen Dauereiern ausgeschlüpft waren (genauere Angaben werde ich weiter unten in einem besonderen Kapitel geben), legte ich mehrere Kulturen unter verschiedenen Bedingungen an, von denen ich hauptsächlich eine aus einem Stammtier stammende Hauptkultur im Verlauf des ganzen Zyklus verfolgte.

Zur Unterscheidung dieser verschiedenen Kulturen werde ich die großen Buchstaben S für *Simocephalus* und M für *Moina* anwenden, während ich mit den kleinen Buchstaben a, b, c, d u. s. w. die verschiedenen Stammtiere bezeichnen werde.

Ich habe drei Temperaturen angewandt: 1. Wärme (22—24°), in einer mit Wasser gefüllten Wanne, die ich durch eine Gasflamme erwärmte, 2. Zimmertemperatur (14—16°), in einer anderen im Zimmer gehaltenen Wanne, deren Wasser ich während der heißen Tage des Sommers regelmäßig 2—3mal jeden Tag wechselte, 3. Kälte (6—8°), im großen Kälteschrank des zoologischen Instituts.

Die Nahrung meiner Tiere bestand aus zerriebenen Diatomeen und Grünalgen, die ich jedesmal frisch aus dem botanischen Garten holte. Den so entstandenen Brei siebte ich durch ein sehr feines Netz hindurch, um die Beimischung von Eiern und kleinen Tieren zu vermeiden. Die Gefahr war jedenfalls nicht sehr groß, da die Tümpel, aus welchen ich diese Pflanzen herausholte, weder von *Simocephalus* noch von *Moina* bewohnt waren. Diese Ernährungsmethode erwies sich als sehr gut, während das Beimischen von Mehl sich als schädlich herausstellte, da es den Tieren durch das

3) Zu bemerken ist, dass dieser Teich jedes Jahr am Ende Oktober künstlich ausgetrocknet und erst im Frühling wieder mit Wasser gefüllt wird.

Verkleben der Beine große Schwierigkeiten bei der Bewegung und besonders bei der Atmung bereitete. Eine solche Vorbereitung der Nahrung hat auch den Vorteil, dass man mit einer kleinen Pipette die Dose genau regulieren kann.

Die Quantität der Nahrung, die ich für jedes erwachsene Tier gab, war bei den Nahrungskulturen etwa $^1/_4$—$^1/_2$ Pipette jeden Tag. Die Kulturgläser — gewöhnliche Trinkgläser von $^1/_4$ Liter Inhalt — deckte ich immer zu, um die Entwickelung von Bakterien zu verhindern.

Das Kulturwasser entnahm ich während der ersten Monate einem Aquarium im Garten des zoologischen Instituts und filtrierte es sorgfältig vor der Anwendung. Nur im Winter habe ich Brunnenwasser angewandt, ohne dabei irgendeine Störung meiner Kulturen zu bemerken.

III. Fortpflanzungsverhältnisse unter natürlichen Kulturbedingungen.

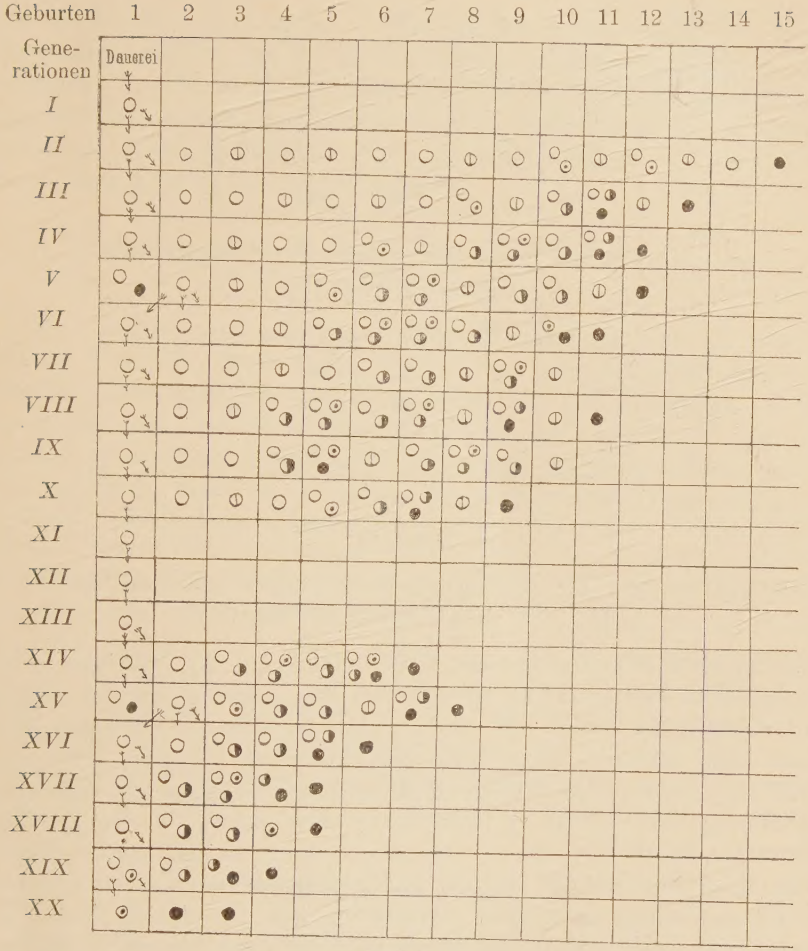
Bevor ich mich zur Besprechung der Frage wende, inwieweit künstliche Eingriffe einen Einfluss auf den Fortpflanzungsmodus ausüben können, werde ich eine genauere Analyse des Fortpflanzungsvorgangs unter natürlichen Kulturbedingungen geben, weil er bis jetzt nur unvollkommen dargestellt worden ist.

a) Übergang von der Parthenogenesis zur Gamogenesis im Verlauf eines Zyklus.

Unter Zyklus versteht man die ganze Aufeinanderfolge der Geburten und Generationen, die im Leben einer Kolonie von dem Moment ihrer ersten Entwickelung aus Dauereiern bis zur neuen Dauereibildung auftreten.

Dieser Zyklus der verschiedenen Daphnidenkolonien war bis jetzt von allen früheren Forschern sehr einfach beschrieben worden. Es sollten erst einige parthenogenetische Generationen auftreten, dann eine Zahl von gamogenetischen und damit die Erschöpfung und der natürliche Tod der Kolonie. Man hat trotzdem die Tatsache erkannt, dass sowohl den ersten parthenogenetischen Generationen einige Männchen und Ephippialweibchen, wie auch den letzten, gamogenetischen, einige parthenogenetische Weibchen sich beimischen können. Es ist nun sehr interessant und durch meine Untersuchungen mit Sicherheit bewiesen, dass die Ephippialweibchen und die Männchen, die in den ersten parthenogenetischen Generationen auftreten, aus späteren Geburten stammen, dass sie metatoke[4]) Tiere sind, während umgekehrt die parthenogenetischen

4) Zur Vereinfachung der Ausdrucksweise werde ich hier die aus den ersten, mittleren und späteren Geburten stammenden Tiere proterotoke, mesotoke und metatoke, die aus den ersten, mittleren und späteren Generationen protero-gene, mesogene und metagene nennen.



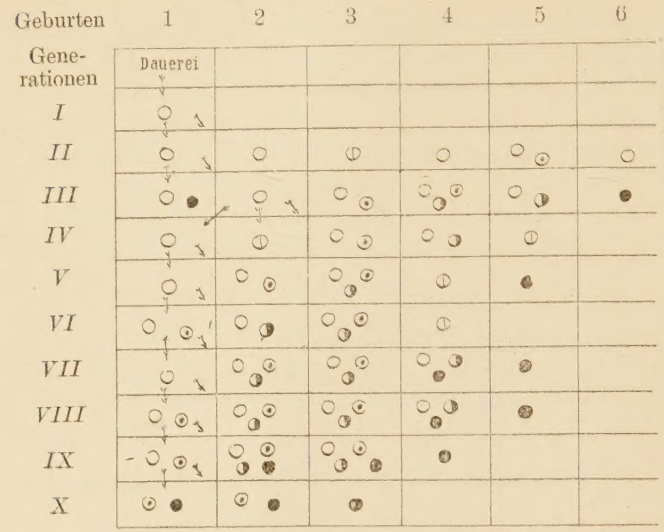
Tafel I.

Genealogie der Hauptkultur von *Simoeephalus* (Sa) in der Zimmertemperatur[4a]).

der letzten Generationen aus den ersten Geburten stammen, proterotoke Tiere sind. Wenn man durch eine zweckmäßige Selektion immer nur proterotoke Tiere weiter kultiviert, kann man eine große Reihe von parthenogenetischen Generationen züchten. Bei *Simocephalus* z. B. (Kultur Sa) habe ich 18 parthenogenetische Generationen von proterotoken Tieren erzielt, ohne ein Männchen oder ein Ephippialweibchen zu beobachten (s. Tafel I), und bei

4a) Aus jeder Generation sind 3—10 Tiere gezüchtet: hier ist das Gesamtresultat gegeben. Die Tiere der XI., XII. und XIII. Generation sind vor allem in Massenkulturen gehalten worden; deshalb fehlt ihre Genealogie.

Erklärung der Zeichen am Schluss der Arbeit.



Tafel II.

Hauptkultur von *Moina* (Ma) aus einem ausgetrockneten Dauerei in der Zimmertemperatur gezüchtet[4b].

Moina (Kultur Ma) beträgt die Zahl 5 (s. Tafel II), während nach den Angaben Weismann's sowohl bei *Simocephalus* wie bei *Moina* die Gamogenesis schon mit der zweiten Generation beginnen soll. Wenn man dagegen meso- und metatoke Tiere weiter kultiviert, erhält man schon sehr frühzeitig Männchen und Ephippialweibchen. Bei *Simocephalus* (Tafel I) sieht man, dass schon in der zweiten Generation Männchen aus der zehnten Geburt, in der dritten Generation Männchen aus der achten, Ephippialweibchen aus der zehnten Geburt hervorgegangen sind. Ähnliches gilt für *Moina* (Tafel II), wo die ersten Männchen der zweiten Generation, aber der fünften Geburt, die ersten Ephippialweibchen der dritten Generation und der vierten Geburt entstammen. Dasselbe kann ich von allen übrigen Kulturen von *Simocephalus* und *Moina* sagen: überall traten die ersten gamogenetischen Tiere schon in den ersten Generationen, aber nur bei späteren Geburten auf, während die proterotoken Tiere in einer langen Reihe von Generationen eine starke Tendenz zur Parthenogenesis zeigten.

b) Tiere der ersten Generation.

Nur die aus Dauereiern stammenden Tiere der ersten Generation scheinen in der Regel parthenogenetische Weibchen zu sein,

4b) Aus jeder Generation sind 3—10 Tiere gezüchtet: hier ist das Gesamtresultat angegeben.

Erklärungen der Zeichen siehe Schluss der Arbeit.

aber nicht ohne Ausnahme. Wie Woltereck angibt (11), hat schon sein Schüler von Scharffenberg, der übrigens auch die Zunahme der Tendenz zur Gamogenesis von Geburt zu Geburt bestätigte, einen Fall beobachtet, wo eine *Daphnia pulex* der ersten Generation, nach Produktion einer größeren Anzahl von parthenogenetischen Bruten, Dauereier bildete.

c) Reihenfolge beim Auftreten der Männchen und Ephippialweibchen.

Eine zweite, sehr interessante Erscheinung ist, dass die Männchen im Verlaufe eines jeden Zyklus vor den Ephippialweibchen auftreten. Das sieht man schon sehr deutlich aus den Tafeln I u. II, aber noch besser ist es in Massenkulturen zu beobachten, da bei Einzelkulturen öfters individuelle Störungen eintreten. Denn man muss die Sache nicht so verstehen, als ob jedes Tier erst parthenogenetische Weibchen, dann Männchen und zuletzt Ephippialweibchen hervorbringen müsste, vielmehr sind bei den Einzeltieren alle Komplikationen möglich. Deshalb tritt bei Massenkulturen diese Tatsache deutlicher in Erscheinung. So habe ich z. B. in einer Massenkultur von *Moina* (Mc), die ich in einem größeren Glas am 8. August 1909 mit einem aus einem ausgetrockneten Dauerei gezüchteten Stammtier anlegte, die ersten Männchen am 23. August, die ersten Ephippialweibchen am 2. September beobachtet. Dieses frühzeitige Auftreten der Männchen ist sehr zweckmäßig, da die Befruchtung vor der Ablage der Dauereier stattfinden muss.

d) Metatoke Tiere.

Eine dritte, ebenso wichtige Erscheinung ist, dass die Tiere der letzten Geburt äußerst schwache, öfters sterile und abnorme Tiere sind und meistens in ihren ersten Entwickelungsstadien absterben, viele schon im Brutraum des Muttertieres, andere nach der Geburt, und dass nur wenige die Geschlechtsreife erreichen. Dieselbe Degeneration zeigen in geringerem Maße auch die metatoken Tiere der mittleren und späteren Generationen. Die Weibchen erreichen öfters die Geschlechtsreife und bilden sowohl Dauereier als Subitaneier (auch Sterilität ist bei ihnen sehr häufig); ihre Nachkommen zeigen aber immer stärkere Degenerationserscheinungen und gehen, wenn die Tiere unter denselben Bedingungen bleiben, nach wenigen Generationen zugrunde. Durch verbesserte Kulturbedingungen (extreme Reinlichkeit, reichliche und frische Nahrung) kann man die Tiere etwas auffrischen und längere Zeit am Leben erhalten; es ist aber unmöglich, sie auf das Niveau der proterotoken Tiere zu bringen.

e) Einteilung.

Wenn wir nun das bis jetzt Gesagte zusammenfassen, so können wir im Ablaufe eines Zyklus drei verschiedene Phasen unterscheiden: die erste, welcher proterogenotoke Tiere angehören, besteht ausschließlich aus parthenogenetischen Weibchen; der zweiten gehören die mesogenotoken Tiere an, welche sowohl parthenogenetische Weibchen als auch Männchen und Ephippialweibchen sind; die dritte Phase bezeichnen die metagenotoken Tiere, welche ebenfalls gamogenetische oder auch parthenogenetische, aber dabei äußerst schwache und degenerierte Individuen sind.

Diese Einteilung ist in den Tafeln I u. II gegeben, wo die parthenogenetischen Weibchen mit ○, die Männchen mit ⊙, die Ephippialweibchen mit ◯ und die degenerierten Tiere mit ● bezeichnet sind.

Das Bild, das ich hier gegeben habe, betrifft den Zyklus im ganzen und nicht die Einzeltiere, bei welchen alle Komplikationen möglich sind. Als Regel kann aber gelten, dass parthenogenetische Weibchen, die von einem Muttertier nach der Erzeugung von Männchen und Ephippialweibchen zur Welt gebracht worden sind, eine starke Minderung an Vitalität zeigen und, auch unter den besten Bedingungen, niemals mehrere Generationen hindurch gezüchtet werden können.

f) Spezifische Färbung der Eier.

Im engen Zusammenhang mit den oben geschilderten Vorgängen steht eine merkwürdige Eigentümlichkeit der *Moina*, die spezifische Färbung ihrer Eier. Dass ihre Dauereier ziegelrot sind, war schon seit lange bekannt; dass aber ihre Subitaneier verschiedene Färbungen besitzen, welche mit großer Regelmäßigkeit nacheinander auftreten und in Zusammenhang mit den Fortpflanzungsverhältnissen stehen, war bis jetzt nicht beobachtet, und es ist überhaupt bei keiner anderen Daphnidenart eine analoge Erscheinung beschrieben worden. Die Ursache liegt vielleicht darin, dass keiner von den früheren Daphnidenzüchtern eine Kolonie vom Anfang bis zum Ende des ganzen Zyklus mit Berücksichtigung möglichst vieler Generationen und Geburten gezüchtet hat. Die meisten haben als Stammtiere parthenogenetische Weibchen unbekannter Genealogie angewandt; und diejenigen, die Dauereier züchteten, haben deren Nachkommenschaft nicht bis zu ihrer letzten Entfaltung verfolgt. Deshalb sind auch andere wichtige Tatsachen, wie die oben erwähnte Verteilung der Fortpflanzungstätigkeit im Gesamtbild eines Zyklus bis jetzt vollkommen unbekannt geblieben. Vielleicht ist aber auch diese spezifische Färbung eine Eigentümlichkeit der *Moina rectirostris* und speziell der var. *Lilljeborgii*, so dass sie bei Experimenten mit anderen Arten nicht beobachtet werden kann.

Das ist auch deshalb sehr wahrscheinlich, weil bei *Simocephalus vetulus* eine so ausgeprägte spezifische Färbung nicht vorhanden ist. Immerhin kommt bei dieser Art eine Verfärbung der grünen Subitaneier der protero- und mesogenotoken Tiere bis zu der trüben Farbe der Subitaneier der metagenotoken Tiere vor. Als eine Übergangsfarbe ist manchmal braun zu konstatieren, das übrigens für die Dauereier von *Simocephalus vetulus* charakteristisch ist.

Bei *Moina* dagegen sind die Verhältnisse ganz anders: Die Subitaneier der proterogenotoken Tiere, die sonst, wie schon früher gesagt, eine große Tendenz zur Parthenogenesis zeigen, sind violett gefärbt. Die Subitaneier der mesogenotoken Tiere bilden den Übergang von Violett zu einem Blau, welches charakteristisch für diese zweite Phase ist. Bei den metagenotoken Tieren beginnt dagegen eine langsame Entfärbung der Eier, die mit einer Trübung Hand in Hand geht, wie sie für solche Eier charakteristisch ist, deren Nachkommen ihre Lebensenergie vollkommen eingebüßt haben.

Bei einer näheren Betrachtung kann man nun feststellen, dass aus den violetten Eiern vorwiegend parthenogenetische Weibchen, aus den violett-blauen Eiern hauptsächlich Männchen, aus den blauen Eiern in der Mehrzahl Ephippialweibchen, aus den trüben Eiern degenerierte Nachkommen entstehen. Folgende Statistik, die aus verschiedenen *Moina*-Kulturen zusammengestellt ist, gibt genaue Zahlen:

Aus 538 violetten Eiern, deren Nachkommen ich bis zur Geschlechtsreife verfolgt habe (Zimmertemperatur), entstanden: 485 parth. ♀, 53 ♂, d. h. 90,14% parth. ♀ zu 9,86% ♂.

Aus 322 violett-blauen Eiern entstanden 103 parth. ♀, 167 ♂, 52 Ephippialweibchen, d. h. 31,98% parth. ♀ : 51,86% ♂ : 16,16% Ephippialweibchen.

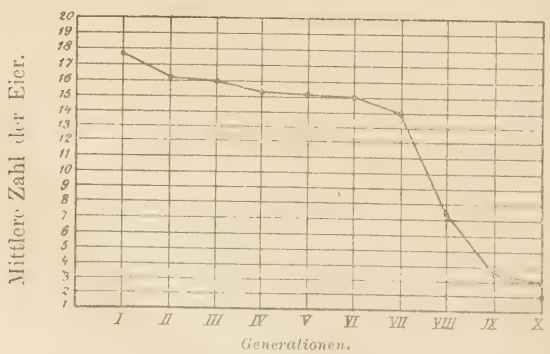
Aus 273 blauen Eiern stammten: 25 ♂ (8,96%), 190 Ephippialweibchen (68,20%), und 58 degen. ♀ (22,84%).

204 trübe Eier lieferten 63 degen. ♂ (30,88%) und 141 degen. ♀ (69,12%).

Auch hier sind die Verhältnisse wiederum nicht so aufzufassen, als ob jedes parthenogenetische Weibchen erst violette, dann violettblaue, später blaue und endlich trübe Eier bilden müsste, sondern man begegnet im einzelnen allen möglichen individuellen Verschiedenheiten. Das Bild, das ich oben gegeben habe, betrifft den Zyklus der Tiere insgesamt und nicht jedes einzelne Individuum. Trotzdem gibt es einige Regelmäßigkeiten, die man in jedem Fall bestätigen kann. Man wird nämlich niemals bei einem und demselben Tier bei dem Auftreten der verschiedenen Färbungen eine der oben beschriebenen entgegengesetzte Reihenfolge beobachten. Erst trübe und dann violette oder blaue, oder erst blaue und dann

violette Eier habe ich in keinem Fall bei einem und demselben Tier, natürlich bei konstanten äußeren Bedingungen, beobachten können. Häufig kann dagegen bei einem einzelnen Tier irgendeine Stufe ausfallen. So herrscht bei Beginn der Eibildung in den ersten Generationen gewöhnlich die violette Farbe vor und geht dann entweder direkt, oder unter Dazwischentreten von Blau, in den trüben Habitus über. Bei mittleren Generationen sind sämtliche Färbungen häufiger, und nicht selten kann man alle Übergänge an einem und demselben Tier beobachten, während bei späteren Generationen die Eibildung mit einer blauen oder trüben Färbung beginnen kann. Eine Störung in diesem einfachen Prozess durch das Auftreten anderer Färbungen ist nicht ausgeschlossen, aber jedenfalls sehr selten und in den Fällen, die ich beobachtet habe, nur auf degenerierte Tiere der letzten Phase beschränkt. So habe ich z. B. 4 Fälle mit grauen, 3 mit blaugrünen und 1 mit ziegelroten Eiern gesehen, den letzten Fall unter Umständen, die ich unten erwähnen werde.

Wie sich an zerquetschten Eiern feststellen lässt, sind diese Färbungen auf die Dotterkugeln beschränkt. Am stärksten sind sie ausgeprägt bald nach dem Übertreten der Eier vom Ovarium in den Brutraum, während mit dem Anfang der Entwickelung eine langsame Entfärbung beginnt, so dass in einem oder zwei Tagen keine Spur von der ursprünglichen Färbung wahrzunehmen ist, was den Nachweis dieser spezifischen Färbung noch schwieriger macht, besonders in Wärmekulturen, wo die Entwickelung viel schneller vor sich geht. Zu beachten scheint mir der Umstand, dass die Aufeinanderfolge dieser Färbungen bei den *Moina*-Eiern eine gewisse Übereinstimmung mit der Verteilung der Farben im Sonnenspektrum aufweist. So sind, z. B. violett und rot zwei Extreme im Spektrum, während blau einem mittleren Teil des Spektrums entspricht. Das gilt auch für die *Moina*-Eier: am Anfang des Zyklus herrscht die violette Färbung, in der mittleren Periode die blaue vor; und erst später, am Ende des Zyklus, kommt bei der Bildung der Dauereier auch die rote Farbe zum Vorschein.

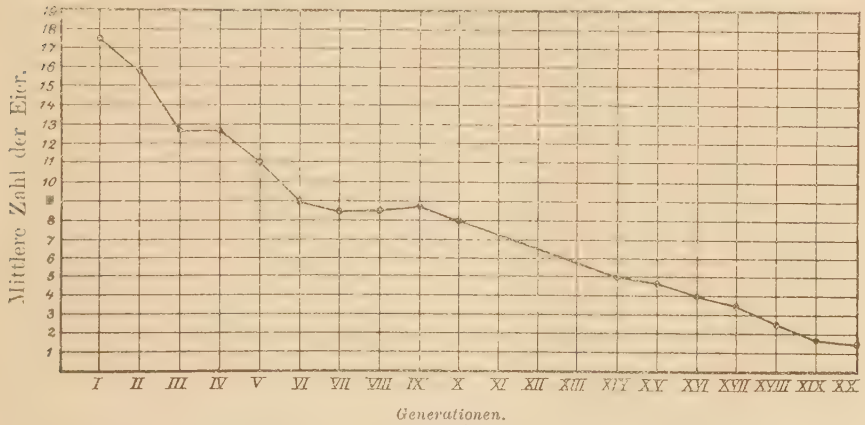


Tab. 1. Zahl der Eier bei *Moina* (Ma) nach Generationen gerechnet.

g) Zahl der Eier.

Die Zahl der Eier habe ich in den Kulturen Ma und Sa in doppelter Weise berechnet: erstens nach Generationen und zweitens

nach Geburten (Gesamtzahl der Eier jeder Generation oder Geburt durch die Zahl der Fälle dividiert). Die Resultate sind in den Tabellen 1, 2, 3 und 4 in der Form von Kurven angegeben.

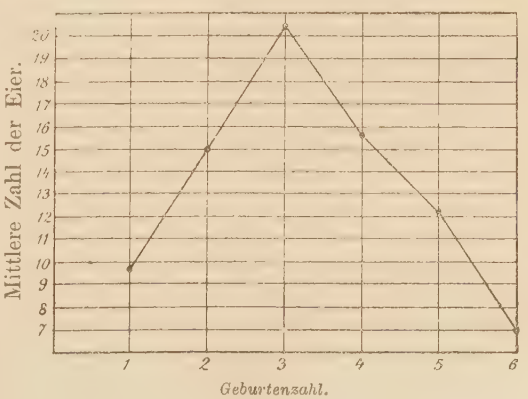


Tab. 2. Zahl der Eier bei *Simocephalus* (Sa) nach Generationen gerechnet.

Aus der Betrachtung dieser Tabellen geht hervor, dass die Zahl der Eier sowohl bei *Simocephalus* als bei *Moina* von Generation zu Generation stetig abnimmt, während sie von Geburt zu Geburt erst eine Zunahme erfährt und dann wieder zurückgeht, wobei *Simocephalus* die größte Zahl der Eier in dem fünften Gelege, *Moina* in dem dritten aufweist.

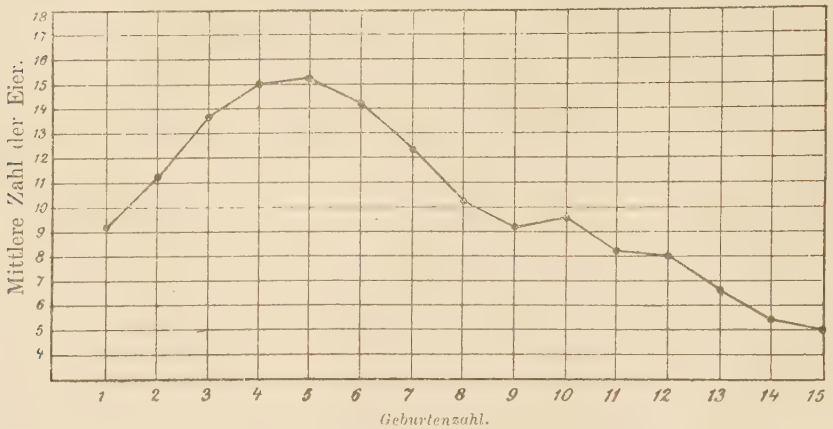
Die Abnahme der Zahl der Eier von Generation zu Generation, die auch bei Massenzüchtung gut zu verfolgen ist, war schon von Stingelin (13) festgestellt worden, der eine Massenkultur von *Daphnia pulex* in einem Aquarium des zoologischen Instituts von Basel untersuchte.

Stingelin beobachtete, dass die Tiere am Anfang des Sommers besonders groß (2,5 mm) waren und viele Eier produzierten. Im Juli und August bemerkte er die erste gamogenetische Periode, wobei die übrig bleibenden parthenogenetischen Weibchen 2,2 mm groß waren und 5—8 Eier produzierten. Im September verschwanden die gamogenetischen Tiere



Tab. 3. Zahl der Eier bei *Moina* (Ma) nach Geburten gerechnet.

allmählich. Die Männchen hatten eine Größe von 1,5—2,0 mm. Die parthenogenetischen Weibchen bildeten 2—4 Eier. Anfang No-



Tab. 4. Zahl der Eier bei *Simocephalus* (Sa) nach Geburten gerechnet.

vember begann die zweite und letzte gamogenetische Periode, bei welcher die Ephippialweibchen eine Mittel- größe von 1,5 mm hatten.

Aber der eigentümliche auf- und absteigende Verlauf der Zahlenkurve der Eier von Geburt zu Geburt, die nur bei Einzelkulturen zu verfolgen ist, ist bis jetzt nicht beschrieben worden.

Auch beim Einzeltier zeigen sich analoge Verhältnisse: Die Zahl der Eier, die ein und dasselbe Tier bildet, steigt bei den ersten Eibildungen und sinkt dann in den nächsten Würfen wieder.

h) Zahl der Geburten.

Wie die Zahl der Eier, so nimmt auch die Zahl der Geburten von Generation zu Generation bedeutend ab. Diese Abnahme tritt ganz deutlich in den Tafeln I und II, besonders in der ersten hervor, wo die Zahl der Geburten von 15 bis auf 3 sinkt. Bei *Moina* ist der Unterschied nicht so auffallend, da die Zahl der Geburten bei der letzteren Art viel geringer ist.

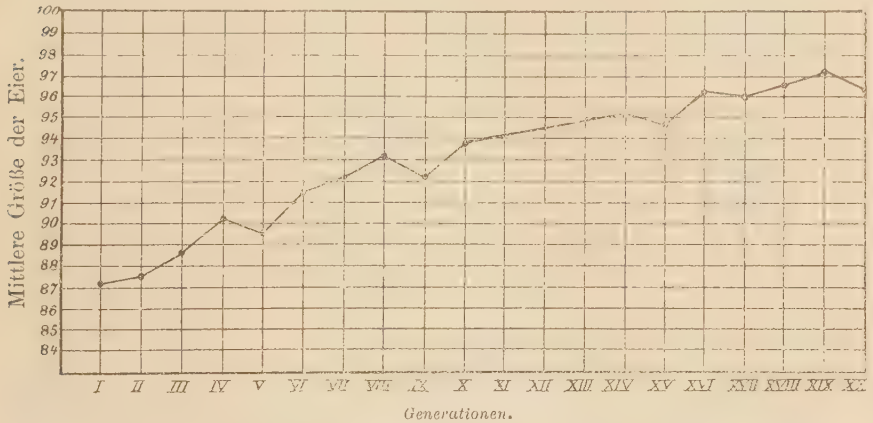
i) Größe der Subitaneier.

Die Größe der Subitaneier (Länge und Breite[5]) miteinander multipliziert und durch 2 dividiert), habe ich nur bei *Simocephalus* berechnen können und zwar möglichst auf demselben Stadium — einige Stunden nach dem Übergang vom Ovar in den Brutraum —, da im Laufe der Entwickelung eine regelmäßige Wachs-

5) In Strichen des Okularmikrometers, 60 Striche entsprechen einem Millimeter.

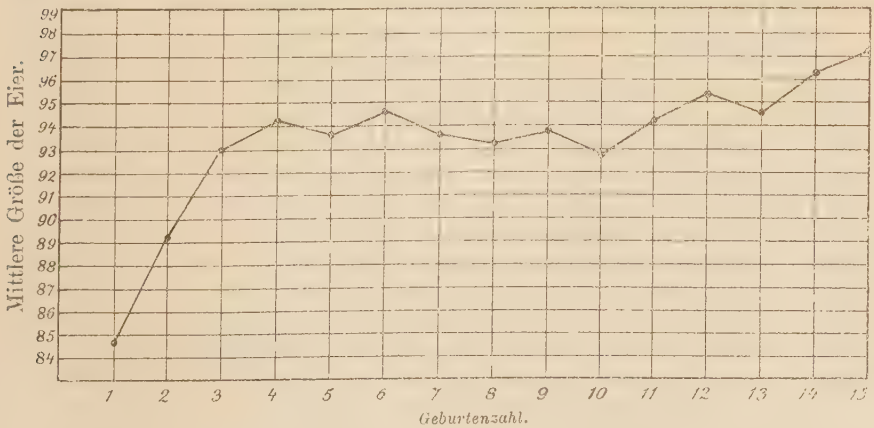
tumszunahme eintritt. Bei *Moina* stößt eine solche Berechnung wegen der Schnelligkeit der Entwickelung auf große Schwierigkeiten. Die Resultate sind hier in den Tabellen 5 und 6 angegeben:

Aus der Betrachtung dieser zwei Kurven geht hervor, dass die Größe der Eier sowohl von Generation zu Generation als von Geburt zu Geburt beständig zunimmt.



Tab. 5. Größe der Eier bei *Simocephalus* (Sa) nach Generationen gerechnet.

Die degenerativen Prozesse bei den metagamogenen Tieren sind also mit einer übermäßigen Vergrößerung der Eier verknüpft. Das entgegengesetzte Bild sieht man manchmal bei der ersten Ei-



Tab. 6. Größe der Eier bei *Simocephalus* (Sa) nach Geburten gerechnet.

bildung, bei welcher die Eier übermäßig klein sind und ebensowenig entwickelungsfähig, wie die übermäßig großen Eier der metagamogenen Tiere.

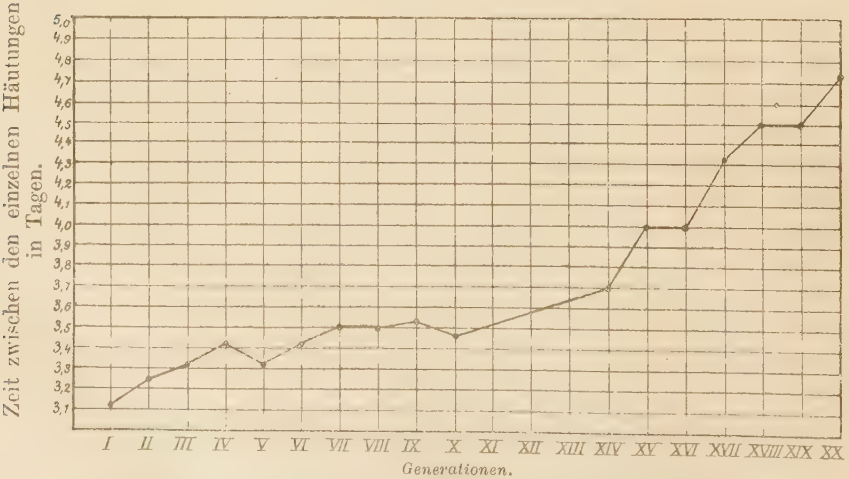
k) Wachstumsprozess.

Da die Schale der Daphniden ganz hart ist und keine Größenzunahme gestattet, ist der Wachstumsprozess auf das innigste mit dem Häutungsprozess verbunden. Nach jeder Häutung wachsen die Tiere plötzlich an, so dass unmittelbar nach jeder Häutung eine beträchtliche Größenzunahme stattfindet. Der Häutungsprozess ist gut erforscht; man wusste schon seit Anfang vorigen Jahrhunderts, dass die Daphniden einige Häutungen vor der Geschlechtsreife durchmachen müssen und dass auch nach der Geschlechtsreife bis zum Ende des Lebens weitere Häutungen stattfinden. Auch wusste man, dass diese letzteren Häutungen bei den parthenogenetischen Weibchen nach jeder Geburt eintreten, während sie bei den Ephippialweibchen den Abwurf des Ephippiums begleiten. Man hat auch den Übergang der Eier vom Ovarium in den Brutraum beobachtet, der bei den parthenogenetischen Weibchen gleich nach der Häutung eintritt. Die Wachstumsverhältnisse sind aber gar nicht in Betracht gezogen worden.

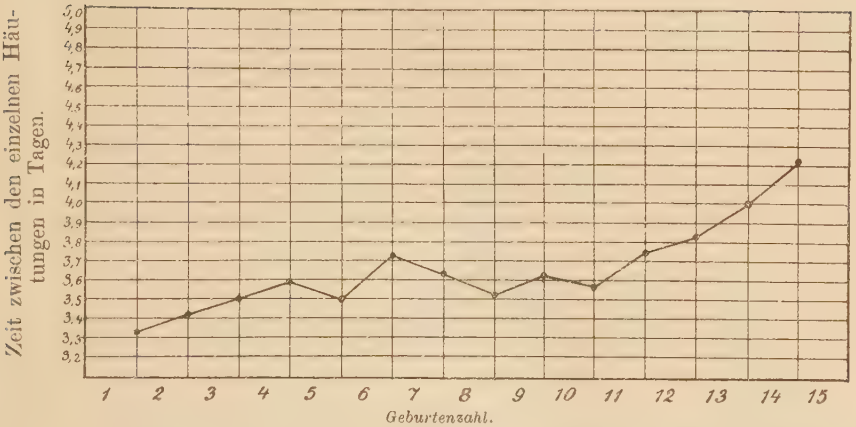
Durch genaue Messungen eines Teils meiner *Simocephalus*-Exemplare gleich nach jeder Häutung konnte ich einige Regelmäßigkeiten feststellen, die in ihrer Beziehung zu den oben dargestellten Tatsachen nicht ohne Bedeutung sind. Da diese Verhältnisse bei parthenogenetischen Tieren anders als bei gamogenetischen Tieren vor sich gehen, werde ich diese in besonderen Abschnitten behandeln.

l) Wachstumsverhältnisse bei parthenogenetischen Weibchen.

Die parthenogenetischen Weibchen machen gewöhnlich 4—5



Tab. 7. Zeit zwischen den einzelnen Häutungen, die nach der Geschlechtsreife stattfinden bei *Simocephalus* (Sa) in Tagen und Generationen gerechnet.



Tab. 8. Zeit zwischen den einzelnen Häutungen, die nach der Geschlechtsreife stattfinden bei *Simocephalus* (Sa) in Tagen nach Geburten gerechnet.

Häutungen vor der Erreichung der Geschlechtsreife durch und zwar jeden dritten oder vierten Tag eine Häutung, so dass sie bei der ersten Eibildung eine Länge von 1,50 mm (im Durchschnitt) erreicht haben, was einen Mittelwert des Körperwachstums zwischen je zwei Häutungen von 0,16—0,20 mm ergibt, da die jungen Tiere bei der Geburt eine Länge von 0,68 mm besitzen. Diese Größenzunahme wird nicht mit der Erreichung der Geschlechtsreife beendigt, sondern dauert noch fort bis in die letzten Häutungsperioden, aber in abnehmendem Maße, so dass die letzten Häutungen eine minimale Vergrößerung des Körpers (0,015—0,025 mm) zur Folge haben.

Es ist nun von besonderer Wichtigkeit, dass auf diesen letzten Entwickelungsstadien, bei welchen die Tiere ihre Wachstumsfähigkeit eingebüßt haben, nur entwickelungsfähige Keimprodukte, auf den mittleren Stadien, wo eine mittlere Wachstumsfähigkeit existiert, vor allem gamogenetische Tiere erzeugt werden, während die Erzeugung von kräftigen proterogenotoken Tieren mit einer hohen Wachstumsfähigkeit zusammenfällt.

Als Mittelwert für das durchschnittliche Wachstum zwischen je zwei Häutungen berechnete ich aus 30 Fällen bei kräftigen proterogenotoken Weibchen 0,124 mm, wenn ich sämtliche, 0,196 mm, wenn ich nur die ersten sechs Häutungen in Betracht zog.

Was die Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Häutungen betrifft, so nimmt dieselbe sowohl von Generation zu Generation als von Geburt zu Geburt bedeutend zu, wie es aus den beigegebenen Tabellen 7 und 8 zu entnehmen ist.

Das Größenmaximum beträgt bei den parthenogenetischen proterogenotoken Weibchen etwa 2,5 mm, während die metageno-

token Tiere selten mehr als 1,75 mm erreichen, da bei ihnen sowohl die Zahl der Häutungen und Geburten als auch die Größenzunahme geringer ist als bei den proterogenotoken Weibchen.

m) Wachstumsverhältnisse bei den Männchen.

Die Männchen besitzen bei der Geburt ungefähr dieselbe Größe wie die Weibchen. Mit dem Beginn des Häutungsprozesses macht sich aber eine Verlangsamung der Entwickelung bemerkbar, die einen doppelten Ausdruck findet:

1. Die Zeit zwischen je zwei Häutungen ist größer als bei den parthenogenetischen Weibchen, da sie bei den späteren Häutungen bis auf 5, 6 und 7 Tage steigt.

2. Die Größenzunahme bei jeder Häutung ist dagegen geringer. So fand ich als Mittelwert für alle Häutungen bei 30 Fällen 0,054 mm, für die ersten sechs Häutungen 0,076 mm. Bei der Geschlechtsreife messen die Tiere 0,90—1,0 mm; ihre größte Länge beträgt 1,25—1,35 mm.

n) Wachstumsverhältnisse bei den Ephippialweibchen.

Die Ephippialweibchen wachsen ebenfalls langsamer und in kleineren Schritten als die parthenogenetischen. So ist der Mittelwert bei solchen Tieren (30 Fälle) 0.112 mm für alle Häutungen, 0,136 für die ersten sechs Häutungen.

Die Entwickelungszeit ist auch länger als bei den parthenogenetischen Weibchen. Das ist besonders deutlich aus gemischten Würfen, die aus parthenogenetischen Weibchen und Ephippialweibchen bestehen. In solchen Fällen sieht man, dass die parthenogenetischen Weibchen 2—3, manchmal sogar 5—7 Tage vor den gamogenetischen ihre Geschlechtsreife erreichen.

Da die Geschlechtsreife in der Regel, wie bei den parthenogenetischen Weibchen nach der vierten oder fünften Häutung eintritt, die Wachstumsgröße aber kleiner ist, so sind die Ephippialweibchen bei der ersten Eibildung etwas kleiner als die parthenogenetischen Weibchen (1,39 mm).

Die Zahl der Geburten ist immer sehr beschränkt. Gewöhnlich gehen nach 2—3 Dauereibildungen die Tiere bei einer Länge von 1,56 mm zugrunde. Eine sehr häufige Erscheinung ist der Übergang zur Parthenogenesis. Die so gebildeten Subitaneier sehen trüb aus und geben in der Regel degenerierte Nachkommen.

o) Übersicht.

Zur größeren Übersichtlichkeit werde ich hier eine Zusammenfassung der oben angegebenen Zahlen geben:

1. Größe bei der Erreichung der Geschlechtsreife:
   parthenogen. ♀ . . . 1,50 mm
   Ephippialweibchen . 1,39 „
   Männchen . . . . 0,95 „
2. Durchschnittswachstum zwischen je zwei Häutungen:
   a) Aus sämtlichen Häutungen berechnet:
      parthenogen. ♀ . . 0,124 mm
      Ephippialweibchen . 0,112 „
      Männchen . . . . 0,054 „
   b) Aus den sechs ersten Häutungen berechnet:
      parthenogen. ♀ . . 0,196 mm
      Ephippialweibchen . 0,136 „
      Männchen . . . . 0,076 „
3. Größenmaximum:
   parthenogen. ♀ . . . 2,50 mm
   Ephippialweibchen . 1,56 „
   Männchen . . . . 1,30 „

p) Wachstumsverhältnisse bei *Moina*.

Das, was wir für *Simocephalus* gesagt haben, gilt im großen und ganzen auch für *Moina*. Kleinere Unterschiede ergeben sich in folgenden Punkten:

1. Die jungen Tiere sind bei der Geburt etwas kleiner als die von *Simocephalus* (0,55—0,70 mm).

2. Die erste Eibildung tritt auf zur Zeit der dritten oder vierten Häutung, wobei die Tiere eine Größe von 1,05—1,15 mm besitzen.

3. Die Zahl der Häutungen ist kleiner.

4. Die größte Länge der Tiere beträgt bei den proterogenotoken Weibchen 1,65—1,70 mm.

5. Die Männchen erreichen ihre Geschlechtsreife mit 0,90—0,95 mm und erlangen eine Körpergröße von 1,20—1,25 mm. Ihre Entwickelung ist langsamer als die der parthenogenetischen Weibchen.

6. Langsamer als die parthenogenetischen Weibchen entwickeln sich die Ephippialweibchen, die bei der ersten Eibildung eine Größe von 1,25—1,35 mm erreichen. Wie bei *Simocephalus* tritt auch hier öfters ein Übergang von der Dauereibildung zur Sommereibildung ein und zwar anfangs nach der ersten oder zweiten Eibildung, später nach der dritten oder vierten. Die Zunahme der Körpergröße zwischen je zwei Eiablagen ist sehr gering, so dass die Ephippialweibchen nicht so viel wie die proterogenotoken parthenogenetischen Weibchen wachsen können. Die Tatsache, dass die Ephippialweibchen im Moment der Geschlechtsreife größer sind als die parthenogenetischen (das Gegenteil ist bei *Simocephalus* der

Fall), beweist nicht, dass sie kräftiger sind, da sie mehrere Häutungen durchmachen müssen, um die Geschlechtsreife zu erreichen.

q) Langlebigkeit.

Wenn man die Lebensdauer der Tiere betrachtet, so sieht man, dass die proterogenotoken parthenogenetischen Tiere langlebiger als die gamogenetischen sind. Männchen und Ephippialweibchen von *Simocephalus* leben selten über $1^1/_2$ Monate, während die proterogenotoken Tiere über $2^1/_2$ Monate leben können. Die degenerierten metagenotoken Tiere haben dagegen eine kürzere Lebensdauer.

Bei *Moina* sind die Unterschiede geringer, da die proterogenotoken Tiere selten über 25—30 Tage, die gamogenetischen selten über 20—25 Tage leben können. Noch kurzlebiger sind die metagenotoken Tiere, die meistens in früheren Entwickelungsstufen absterben.

r) Abnormitäten.

Wie ich oben gesagt habe, sind die metagenotoken Tiere schwächer als die proterogenotoken und zeigen häufig abnorme

Fig. 1. Kopfumriss von *Simocephalus vetulus:* VII. Generation, 1. Geburt.

Fig. 2. Kopfumriss von *Simocepkalus vetulus:* X. Generation, 7. Geburt.

Fig. 3. Kopfumriss von *Simocephalus vetulus:* X. Generation, 7. Geburt.

Fig. 4. Kopfumriss von *Simocephalus vetulus:* IX. Generation, 5. Geburt.

Formen. Die häufigste Abnormität, die ich beobachtet habe, war das Fehlen des Pigments der Nebenaugen[6]), die bei *Simocephalus*, wie es die beigegebene Fig. 1 zeigt, besonders groß und lang ausgestreckt sind.

Den ersten Fall habe ich bei einem metatoken (5. Geburt) und mesogenen (7. Generation) Tiere gesehen. Aus einer isolierten Züchtung hat es sich ergeben, dass diese Entfärbung der Nebenaugen nicht erblich ist, da die Nachkommen alle ein normal pigmentiertes Nebenauge besaßen. Bei späteren Generationen war die Erscheinung so häufig, dass ich im ganzen über hundert Fälle beobachten konnte. Die Erblichkeit habe ich in 11 Fällen geprüft. Überall haben sich negative Resultate ergeben.

Eine Entfärbung der Hauptaugen ist viel seltener und nur bei fortgeschrittener Degeneration zu beobachten. Zwei solche Fälle, die ich gesehen habe, lieferten metatoke *Moina*-Individuen, das eine in der vierten, das andere in der neunten Generation, deren Eltern sehr geschwächt waren. Im ersten Fall bildete das Muttertier erst ein Ephippium, dann trüb aussehende Subitaneier, deren Nachkommen ganz entfärbte Augen besaßen und schon bei den zwei ersten Häutungen abstarben.

Häufiger besteht die Deformation der Hauptaugen in einer Zerstreuung des Pigments. Solche Fälle habe ich bei *Simocephalus* beobachten können, im ganzen 12, von denen ich drei in den nebenstehenden Figuren 2, 3 und 4 wiedergebe.

Wie man sieht, ist bei diesen drei Tieren eine gleichzeitige Umformung der Stirn zu beobachten, wie es der Vergleich mit der Fig. 1, die von einem normalen Tier stammt, ergibt. Die meisten dieser Tiere habe ich auch isoliert gezüchtet, um die Erblichkeit dieser Umformungen zu prüfen. In allen Fällen habe ich negative Resultate bekommen. Die beschränkte Nachkommenschaft, die ich bei sorgfältiger Züchtung längere Zeit am Leben erhalten konnte, zeigte eine Rückkehr zur normalen Form oder andere verschiedenartige Umformungen.

Ähnliche deformative Umgestaltungen der Hauptaugen mit viel stärker ausgeprägter Zerstreuung des Pigments hat in neuester Zeit (1910) Kapterew (14) bei Kulturen, die er in der Dunkelheit gehalten hat, in viel größerer Zahl beobachten können. Da in der bisherigen Daphnidenliteratur solche Umgestaltungen unter normalen Beleuchtungsverhältnissen nicht angegeben worden sind[7]), hat Kap-

6) In den meisten Fällen waren die Nebenaugen gleich nach der Geburt normal und schwanden erst im Laufe der Entwickelung. Nur in wenigen Fällen fehlten sie auch bei den Neugeborenen vollkommen.

7) Die Ursache liegt vielleicht darin, dass solche degenerierte Tiere im Freien meistens zugrunde gehen.

terew seine Fälle als Resultat des Lichtmangels erklärt. Es ist möglich, dass auch dieser Faktor eine begünstigende Rolle für die Entstehung solcher Anomalien spielt, der Hauptfaktor ist aber ein innerlicher und besteht in einer allgemeinen Schwächung der ganzen Organisation der Tiere.

Das ist auch aus den Fällen ersichtlich, die Kapterew selber angibt: Bei der ersten Serie seiner Versuche (*Daphnia pulex*), bei welcher er als Stammtiere kräftigere (ein in einem größeren Teich am 23. Mai gefangenes Tier und andere aus Ephippien gezüchtete) Tiere verwandte, kommt die Deformation des Auges erst nach 2—3 Monaten zum Vorschein, während starke Entartungen nur in den letzten Stadien des Zyklus zu beobachten waren; bei der zweiten Serie, wo als Stammtier ein parthenogenetisches Weibchen (*Daphnia pulex*) aus einer kleineren austrocknenden Pfütze in späterer Zeit (12. Juni) gefangen wurde, sind diese Deformationen viel früher, schon nach einem Monat aufgetreten. Bei der dritten Serie endlich, wo er Stammtiere (*Daphnia pulex* und *longispina*) aus einem anderen Teich in noch späterer Zeit (12. Juli, 24. August) genommen hat, sind diese Deformationen schon nach 12—13 Tagen eingetreten. Es ist nun klar, dass seine Stammtiere nicht dieselbe Lebenskraft besaßen, was auch daraus zu entnehmen ist, dass von den Kolonien der ersten Serie die eine 10 die andere 6 Monate sich am Leben erhielt, die der zweiten Serie 3 Monate, die eine der dritten Serie (für die *Daphnia longispina* fehlen genauere Angaben) nur 20 Tage.

Aus diesen Tatsachen ergibt sich, dass, solange die Tiere noch in den ersten Stadien der Entwickelung sich befinden, die hier beschriebene Degenerationserscheinung infolge äußerer Einflüsse nicht eintreten kann. Nur dort, wo die Tiere durch die lange Parthenogenesis eine fortschreitende Schwächung erleiden, treten zwischen anderen Degenerationserscheinungen auch Veränderungen an den Augen hervor. Es ist also unmöglich, diese als Produkte einer äußeren Einwirkung zu betrachten, wie es Kapterew tut, indem er weiter die verschieden starke Labilität seiner *Daphnia pulex*-Arten für die Differenzen in der Schnelligkeit des Eintretens der Wirkung des äußeren Faktors verantwortlich macht.

Er nimmt nämlich an, dass die Arten und Varietäten, welche größere Teiche bewohnen, eine größere Konstanz besitzen als solche, die in kleineren Pfützen leben. Da nun die Stammtiere der ersten Serie aus einem relativ größeren Teich genommen waren, sollten sie eine größere Konstanz und damit eine größere Widerstandsfähigkeit gegen äußere Faktoren besitzen. Deshalb ist die Wirkung bei ihnen so verzögert, während bei den anderen Serien, deren Stammtiere aus kleineren Tümpeln stammten, sie viel schneller zum Vorschein gekommen ist.

Dass die Größe der Tümpel, aus denen Kapterew seine Stammtiere genommen, hier eine Rolle gespielt hat, ist sehr wahrscheinlich, jedenfalls aber nicht in dem Sinne, wie Kapterew meint. Denn dass die Bewohner eines größeren Tümpels konstantere Merkmale als die eines kleineren besitzen, ist eine Hypothese, die bis jetzt nicht experimentell bewiesen ist. Dass aber die Bewohner eines größeren Tümpels einen längeren Zyklus als die eines kleineren besitzen, ist eine von Weismann experimentell bewiesene Tatsache. Und in dieser Tatsache liegt die Erklärung der uns beschäftigenden Erscheinung[8]). Die aus dem größeren Tümpel stammenden Tiere, die einen längeren Zyklus besaßen und die in früherer Zeit gefangen worden sind, mussten in ihre Degenerationsperiode später eintreten als die anderen. Deshalb sind in der ersten Serie die Degenerationsfälle später eingetreten, bei den zwei anderen dagegen viel zeitiger.

Immerhin machen die Menge und der stark ausgeprägte Charakter der Fälle, die Kapterew angegeben hat, es wahrscheinlich, dass der äußere Faktor des Lichtmangels eine begünstigende Rolle für diese Deformationen des Lichtempfindungsorgans gespielt hat. Doch kann man das nicht einwandfrei behaupten, denn die Kulturmethoden, die Kapterew angewandt hat, waren so ungünstig, dass es zu erwarten war, dass seine Kulturen einen außerordentlichen Degenerationsgrad und eine sehr große Zahl degenerierter Nachkommen aufwiesen. Er hat seine Kulturgläser mit umgekehrten Tontöpfen bedeckt, was natürlich eine schlechte Beschaffenheit der Luft mit sich bringen muss und hat die Tiere jeden 10. Tag untersucht, was für so zarte Tiere, wie die Daphnien, zu wenig ist. Das Wasser hat er nur bei eintretender Erkrankung gewechselt und, was noch schlimmer, den Tieren gar keine Nahrung gegeben, was aus folgendem Zitat zu entnehmen ist: „Das Wasser gab ich ihnen unfiltriert, seihte es aber manchmal durch Zug von mittlerer Dichtigkeit, welches Daphnien, Cyclopen u. s. w. zurückhalten konnte, aber einen großen Teil Mikroorganismen durchließ, von denen sich die Daphnien offenbar ernährten."

Dieses „offenbar" beweist, dass die Tiere außer den im stehenden Wasser lebenden Mikroorganismen keine besondere Nahrung erhielten. Aber eine solche Ernährungsweise ist ganz sicher ungenügend für Daphnien und wirkt degenerativ, wie ich weiter unten bei der Besprechung meiner Hungerkulturen beweisen werde. Man kann deshalb nicht entscheiden, ob bei diesen Fällen der äußere Faktor des Lichtmangels irgendeine Bedeutung bei der Entstehung

8) Man muss natürlich auch in Betracht ziehen, dass die drei Stammtiere in verschiedener Zeit gefischt worden sind.

dieser Anomalien ausgeübt hat, oder ob sie als Resultat einer wegen der ungünstigen Züchtung zu stark ausgesprochenen Degeneration anzusehen sind.

Eine zweite Schlussfolgerung von Kapterew finde ich ebenfalls unberechtigt. Er betrachtet nämlich seine Resultate als eine Bestätigung des Lamarck'schen Prinzips, ohne durch seine Experimente den geringsten Nachweis für eine Erblichkeit der von ihm beobachteten abnormen Verhältnissen vorzubringen. So sagt er (S. 256): „In allen Serien, mit Ausnahme der ersten, tragen sie mehr oder weniger den Charakter von Zufälligkeiten, die nicht vererbt werden, oder nur in sehr geringem Grade, weshalb sie sehr bald auftreten können, großen Umfang erreichen, aber nach diesen Abweichungen kehrt ihre Nachkommenschaft wieder mehr oder weniger auf den normalen Weg zurück. Etwas anderes ist es mit den Veränderungen in der ersten Serie: während sie im Juli 1908 zufällige waren, erwerben sie nach einem Jahre, im 15. Monat des Versuches, schon einen ausgeprägten Charakter, haben sich fast auf alle vorhandenen Individuen erstreckt und — was das Wichtigste ist — sind wahrscheinlich erblich geworden, da sie sogar bei 4—5 Tage alten Exemplaren auftreten, die von einer Mutter mit depigmentiertem Auge (31. Juli 1909) abstammten; wahrscheinlich liegt hier eine Vererbung auf natürlichem Wege, unter Einwirkung äußerer Einflüsse erworbener Veränderungen vor."

Wie ich bei allen von mir untersuchten Fällen, so hat auch Kapterew bei den zwei letzten Serien rücksichtlich der Erblichkeit ganz negative Resultate bekommen. Was er nur als wahrscheinlichen Beweis einer Erblichkeit dieser jedenfalls inneren und nicht unter Einwirkung äußerer Einflüsse erworbener Veränderungen betrachtet, ist, dass bei der ersten Serie die Depigmentationsfälle am Anfang Juli seltener waren, während sie in der Mitte desselben Monats einen ausgeprägten Charakter annahmen, sich fast auf alle vorhandenen Individuen erstreckten und auf früheren Lebensstadien auftraten. Das zwingt aber nicht zur Annahme einer Erblichkeit. Es ist ja selbstverständlich, dass jeder Tag einen höheren Grad von Degeneration und einen größeren Prozentsatz an ausgesprochen degenerierten Tieren aufweisen musste. Und, wie Kapterew angibt, war diese Kolonie in ihrer Lebenskraft vollständig erschöpft und ist nach kurzer Zeit (27. August) ausgestorben. So beschreibt er allein die letzte Untersuchung, die er an derselben Kolonie am 18. August unternommen hat (S. 246): „Als ich am 18. August sie ans Licht brachte, um sie zu besehen, erwies es sich, dass von der ganzen Serie (mit den jungen Exemplaren waren es etwa 30 Stück) nur vier nachgeblieben waren, darunter zwei erwachsene. Bei der einen von ihnen beobachtete

ich den äußersten Grad von Zerfall des Auges in dieser Serie. Ungeachtet der täglichen Durchlüftung, öfteres Wechseln des Wassers u. s. w. waren diese vier Exemplare offensichtlich dem Tode geweiht, und es starben zuerst die drei mit mehr oder weniger normalem Auge, und am 27. August war ich genötigt, schon das letzte sterbende Exemplar mit dem sehr stark depigmentiertem Auge in Spiritus zu legen."

Mit so zweifelhaften Argumenten kann man natürlich weder eine Erblichkeit der hier angeführten Fälle noch eine Bestätigung des Lamarck'schen Prinzips behaupten.

Außer diesen Anomalien der Augenorganisation kommen bei metagenotoken Tieren noch andere Deformationen vor, welche die verschiedensten Organe betreffen. So sieht man sehr häufig Deformationen der Stirn (Fig. 4). Umformungen der Schale. Verkrümmungen der Antennen und Beine u. s. w., die alle das gemeinsame haben, dass sie nicht in derselben Form erblich sind. Das beweist, dass diese Degenerationsmerkmale das zufällige Resultat einer allgemeinen Schwächung der Tiere und nicht eine in bestimmter Richtung vor sich gehende Bildung darstellen.

s) Entwickelungsbedingungen der Dauereier.

Eine Eigentümlichkeit, durch die sich die Dauereier der Daphniden von den Subitaneiern unterscheiden, ist, dass sie längere Zeit im Ruhezustand verharren müssen, bevor sie ihre Entwickelung abschließen. Nun entsteht die Frage: Kann man durch äußere Faktoren diese Latenzperiode verlängern oder verkürzen, oder müssen unter allen möglichen äußeren Bedingungen die Dauereier eine bestimmte Zeit im Ruhezustand bleiben, um später sich entwickeln zu können?

Zur Lösung dieser wichtigen Frage hat bis jetzt nur Weismann ausführlichere Experimente bei *Moina paradoxa*, *Daphnia pulex*, *Simocephalus retulus* und *Ceriodaphnia quadrangula* gemacht und ist zu folgenden Resultaten gekommen:

1. Die Dauer der Latenzperiode ist, soweit sie lediglich durch die Disposition des Eies bedingt wird, bedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen.
2. Die Latenzperiode kann abgekürzt werden:
   a) durch vollständiges Austrocknen der Eier,
   b) durch Einfrieren der Eier mit nachfolgender Temperatursteigerung auf 10—17° C. (möglicherweise auch schon bei niederer Temperatur).
3. Die Latenzperiode wird nicht abgekürzt:
   a) durch unvollkommenes Austrocknen der Eier,
   b) durch Temperaturen über 20° C.

Diese Resultate kann ich aus den wenigen Fällen von Dauereizüchtung bei *Moina*, die ich anführen kann, vollständig bestätigen. Ich habe nämlich im ganzen 100 frisch abgelegte Dauereier in verschiedenartiger Weise behandelt; 20 habe ich 5 Tage lang ausgetrocknet und dann in Wasser von 14—16° gebracht; 20 habe ich 6 Stunden lang auf Eisstücken einfrieren lassen und dann in Wasser von 14—16° eingetaucht; 20 habe ich die ganze Zeit in der Zimmertemperatur unter Wasser gehalten, 20 dauernd in 22—24°, 20 habe ich $5^1/_2$ Monate in der Kälte (6—8°) gehalten und dann in die Zimmertemperatur gebracht.

Aus den ausgetrockneten Eiern schlüpften nun die ersten Nachkommen 12 Tage nach dem Zurückbringen der Eier ins Wasser aus; aus den ausgefrorenen Eiern erschienen die ersten Nachkommen 26 Tage nach dem Zurückbringen der Eier ins Wasser; aus den in der Zimmertemperatur gehaltenen Dauereiern krochen die ersten Nachkommen nach 28 Tagen aus. Aus den bei 22—24° gezüchteten Eiern erst nach 2 Monaten; aus den in der Kälte gehaltenen Eiern ist innerhalb $5^1/_2$ Monaten kein einziges Tier ausgeschlüpft; das geschah erst, nachdem ich die Eier in die Zimmertemperatur brachte und zwar in relativ kürzerer Zeit (5 Tage).

Was nun die Zahl der ausgeschlüpften Tiere betrifft, so sind aus den in Kälte-Zimmertemperatur gehaltenen Eiern die meisten (12) ausgekommen. Aus den ausgetrockneten Eiern sind 8 Nachkommen ausgeschlüpft, aus denen der Zimmertemperatur 7, aus den eingefrorenen nur 4 und aus den in der Wärme gezüchteten nur 1 Tier. Die Zahl der ausgeschlüpften Exemplare steht also bei meinen Fällen nicht in Übereinstimmung mit der Geschwindigkeit der Entwickelung.

Wichtiger erscheint es mir, dass die Lebenskraft der Nachkommen dieser unter verschiedenen Bedingungen kultivierten Eier eine verschiedene war. Die Tiere aus der Kälte-Zimmertemperatur waren schwach und starben meistens frühzeitig ab, ohne eine lebensfähige Nachkommenschaft hervorzubringen. Die kräftigste Kultur (Me) lebte etwas länger (8. Januar 1910 bis 21. Februar 1910) und hatte vier Generationen, aber nur bei der sorgfältigsten Züchtung, da die Tiere äußerst schwach waren und eine sehr große Sterblichkeit zeigten. Das in der Wärme entwickelte Tier starb vor der Erreichung der Geschlechtsreife. Den längeren Zyklus (10 Generationen) lieferte mir das erste der den ausgetrockneten Eiern entstammenden Tiere (Kultur Ma). Die Kultur Mb, die aus einem eingefrorenen Ei herausgezüchtet war, erwies sich als kurzzyklischer (6 Generationen im ganzen).

Diese wenige Fälle machen es sehr wahrscheinlich, dass die äußeren Faktoren von großer Bedeutung auf die Entwickelung der Dauereier sind und vielleicht die Länge des Zyklus bestimmen

können. Jedenfalls sind unsere Kenntnisse, was diese Frage angeht, ganz gering. Zur Erklärung aller dieser Probleme sind umfassendere Experimente erforderlich.

t) Entwickelung der Tiere im Freien.

Um die Entwickelung von *Simocephalus* im Freien zu verfolgen, habe ich den Nymphenburger Park jeden 10. oder 20. Tag besucht und einige Tiere aus dem oben erwähnten Tümpel mit einem Gazenetz herausgefischt, jedesmal etwa 40—60 Exemplare. Der Tümpel war außerdem auch von anderen Cladoceren bewohnt, von denen am häufigsten *Polyphemus pediculus, Scapholeberis mucronata, Chydorus sphaericus* und *Lynceus brachyurus* vorkamen.

Der Sommer war nicht sehr heiß, da es im Juni viel geregnet hat. Im Laufe der ersten Sommermonate waren alle Cladocerenarten in parthenogenetischer Fortpflanzung. Eine gamogenetische Periode konnte ich während dieser Zeit bei keiner Art — auch nicht einmal bei *Polyphemus* — feststellen.

Erst am 8. August 1909 ist die Temperatur etwas beständiger gestiegen, und bis zum 22. August war das Wetter meistens heiter, so dass der Tümpel während den Nachmittagsstunden Temperaturen über 20° besaß. Im Schatten war eine Temperatur von 16—18° [9]).

Das Resultat dieser Steigerung der Temperatur war das Absterben des größten Teils der ganzen Cladocerenfauna, so dass am 23. August nur wenige Exemplare von allen Cladocerenarten aufzufinden waren, — von *Simocephalus* z. B. konnte ich nur sechs Exemplare herausfischen, von denen zwei schon geschlechtsreif, aber ohne Eier waren. Nur die Wassermilben waren sehr häufig.

In der nächsten Zeit stieg die Zahl der Tiere aufs Neue. Die Temperatur stand den ganzen September und Anfang Oktober hindurch über 10°. Niedrige Temperaturen waren nur am 1. Sept. (9°), 3. Sept. (6°), 4. Sept. (7°), 6. Sept. (8°), 21. Sept. (8°), 22. Sept. (9°), 23. Sept. (9°) und 29. Sept. (5°).

Die ersten gamogenetischen Tiere beobachtete ich erst am 5. Oktober bei *Polyphemus, Scapholeberis* und *Chydorus*. Bei *Simocephalus* und *Lynceus* traten sie erst am 16. Oktober auf. Bis zu dieser Zeit war es noch immer meistens wärmer als 10°. Ausnahmen sind nur am 6. Okt. (2°), 8. Okt. (8°), 10. Okt. (7°), 11. Okt. (4°), 12. Okt. (7°), 13. Okt. (8°), 14. Okt. (7°) und am 15. Okt. (9°) eingetreten.

Die mittlere Größe der geschlechtsreifen Tiere und die mittlere Zahl der Eier nahmen während der aufeinanderfolgenden Entwicke-

9) Münchener Wetterbericht 1909.

lungszustände ab. Bei einer Untersuchung am 16. Juni 1909 hatten die Tiere (*Simocephalus*) eine Mittellänge von 1,70 mm und eine mittlere Eierzahl von 11,5. Bei einer anderen Untersuchung am 16. September 1909, genau nach drei Monaten, war die Mittelgröße 1,55 mm und die mittlere Zahl der Eier 4,5.

Das größte Tier (*Simocephalus*), welches ich im Freien fing, hatte eine Körperlänge von 2,08 mm, während ich in meinen Kulturen Tiere von 2,50 mm Länge öfters beobachtet habe. Das spricht vielleicht dafür, dass schwache Tiere viel leichter im Freien als in künstlichen Kulturen zugrunde gehen. Deshalb trifft man möglicherweise Abnormitäten im Freien viel seltener.

Aus diesen Beobachtungen kann man drei wichtige Schlüsse ziehen:

1. dass die längere Einwirkung einer höheren Temperatur (über 20°) eine Degeneration der meisten Cladocerenarten mit sich bringt,

2. dass das Auftreten der gamogenetischen Fortpflanzung mit einer nicht allzugroßen Herabsetzung der Temperatur verbunden ist,

3. dass die erste gamogenetische Periode des Sommers nicht immer auftritt, so dass man ihre Entstehung nicht bloß auf innere Faktoren zurückführen kann.

IV. Einfluss der Wärme.

Zum Studium der Wirkung der Wärme hat Issakowitsch bei seinen Experimenten eine Temperatur von 24° C. angewandt. Da meine Versuche im Anschluss an diejenigen von Issakowitsch gemacht worden sind, habe ich meine Wärmekulturen fast in derselben Temperatur (22—24°) gehalten. Dieselbe Temperatur haben auch Ostwald (15) (20—25°) und Fräulein Kuttner (25°) bei ihren Experimenten angewandt.

Es ist nun von großer Wichtigkeit, dass diese Temperatur, die bei kürzerer Einwirkung scheinbar befördernd auf die Lebenserscheinungen dieser Tiere wirkt, bei längerer Einwirkung eine degenerative Störung der Kulturen mit sich bringt. So konnte ich niemals *Simocephalus* durch sechs, *Moina* durch vier Generationen hindurch in einer so hohen Temperatur züchten. Sowohl von Generation zu Generation, wie von Geburt zu Geburt waren die Tiere während $1^1/_2$—2 Monaten so geschwächt, dass die ganze Nachkommenschaft unter denselben degenerativen Erscheinungen (Abnormitäten, Auflösung der Eier im Brutraum, Störung des Häutungsprozesses u. s. w.), zugrunde ging, die sonst bei den metagenotoken Tieren zu beobachten sind.

Diese Entwickelungsstörungen infolge längerer Einwirkung einer hohen Temperatur hat auch Issakowitsch bei *Simocephalus vetulus* und *Daphnia magna* bestätigt, für die erste Spezies bei der sechsten Generation, für *Daphnia magna* dagegen, die aus einem Becken eines Treibhauses des botanischen Gartens Münchens stammte, wo die Temperatur immer sehr hoch war, schon in der zweiten Generation.

Kuttner hat keine solche Degeneration beobachtet, vielleicht weil sie nicht so lange Zeit kultivierte. Wie aus ihren Tabellen sich ergibt, hat sie nicht über vier Generationen andauernd in einer solchen Temperatur gezüchtet. Ostwald dagegen beschreibt trotz der großen Kürze seiner Kulturversuche (nicht über zwei Generationen) analoge degenerative Erscheinungen (Auflösung der Eier im Brutraum, größere Sterblichkeit, Verkrüppelungen) bei *Hyalodaphnia*.

Dass diese Erscheinungen nicht das Resultat schlechter Kulturbedingungen sind, ergibt sich daraus, dass ich sie auch im Freien beobachten konnte. Man muss deshalb diese Degeneration der Tiere als ein Resultat der andauernden Wirkung der hohen Temperatur betrachten.

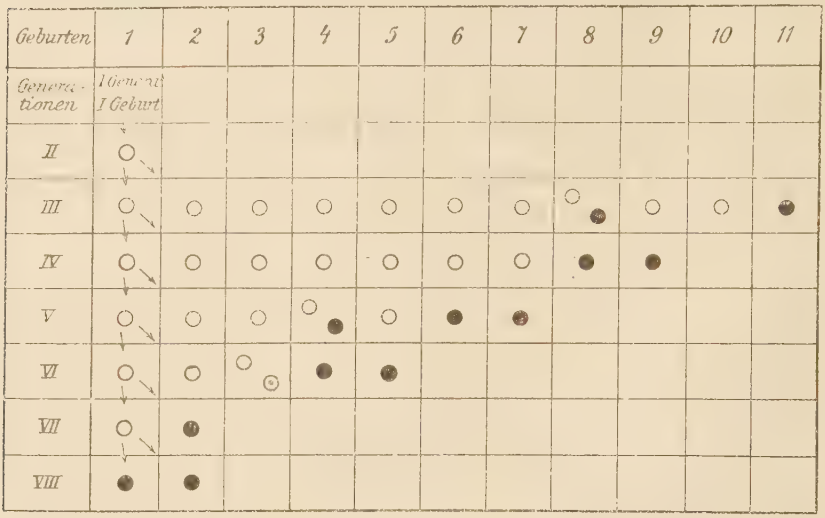
Jedenfalls ist nicht zu leugnen, dass andauernde Einwirkung hoher Temperatur die Parthenogenesis begünstigt und die Dauer der gamogenetischen Fortpflanzung auffällig beschränkt, manchmal sogar ganz und gar verdrängt. Das wird besser aus einigen wenigen Beispielen hervorgehen:

A. *Simocephalus.*

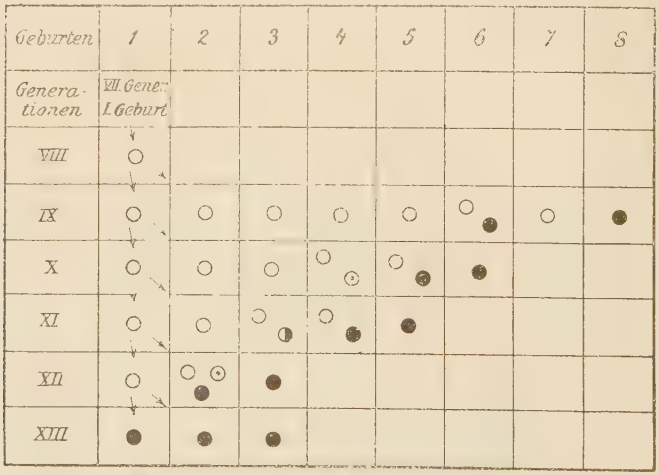
1. (s. Tabelle 9). Aus der ersten Geburt eines Tieres der ersten Generation (Kultur Sa) habe ich eine Wärmekultur angesetzt. Wie man in der Tabelle 9 sieht, ist die kleine Kolonie in der achten Generation vollständig degeneriert und abgestorben. Unter der Nachkommenschaft war kein Ephippialweibchen und nur ein Wurf (der dritte) eines Tieres der fünften Generation bestand aus Männchen. Wenn man diese Nebenkultur mit der Hauptkultur (s. Tafel I), die in der Zimmertemperatur gezüchtet war, vergleicht, so sieht man, dass bei der letzteren die Männchen und Ephippialweibchen viel früher (zweite und dritte Generation) und in viel größerer Anzahl auftreten. Die Wärme hat also hier das Eintreten der gamogenetischen Fortpflanzung stark verzögert, fast sogar vollständig verdrängt.

2. (s. Tabelle 10). Bei einer zweiten Nebenkultur, die aus der ersten Geburt eines Tieres der siebten Generation (Kultur Sa) stammt, sind die gamogenetischen Tiere etwas früher und in größerer Zahl aufgetreten, aber ebenfalls später und in geringerer Zahl als in der Hauptkultur (Tafel I). Daraus kann man schließen, dass

die Verschiebung der gamogenetischen Fortpflanzung durch die Wärme um so geringer ausfällt, je später ihre Wirkung beginnt.



Tab. 9. Wärmekultur A von *Simocephalus vetulus* (Sa)[10].



Tab. 10. Wärmekultur B von *Simocephalus vetulus* (Sa).

B. *Moina.*

Ebenso deutlich tritt diese Wirkung der hohen Temperatur bei *Moina* ein, wie es aus den beigegebenen Tabellen 11 u. 12 zu entnehmen ist.

10) Erklärung der Zeichen am Schluss der Arbeit.

Im ersteren Fall (Tabelle 11) handelt es sich um eine ganz neue Kultur, die aus einem Ephippium (M d) gezüchtet wurde. Hier sieht man, dass die ganze Nachkommenschaft nur aus parthenogenetischen Weibchen bestand, ohne Beimischung irgendeiner Spur von gamogenetischen Tieren.

In einem zweiten Fall (Tabelle 12) handelt es sich um eine Abzweigung aus der Hauptkultur M a (s. Tafel 2). Da der Anfang der Einwirkung der Wärme etwas später eingetreten ist, als es bei dem ersten Fall geschah, sieht man, dass hier schon einige gamogenetische Tiere aufgetreten sind, aber in geringerer Zahl als bei der Hauptkultur.

Geburten	1	2	3	4	5	6
Generationen	Dauerei					
I.	○					
II	○	○	○	○ ●	○	●
III	○	○	○	○ ●	●	
IV	○	○ ●	○	○ ●		
V	●	●	●			

Tab. 11. Wärmekultur A von *Moina* (M d).

Aus diesen Beispielen geht hervor, dass die Wärme bei längerer Einwirkung einen doppelten Einfluss besitzt: erstens verschiebt oder verkürzt sie die gamogenetische Fortpflanzung, zweitens beschleunigt sie den Verlauf des ganzen Zyklus, indem alle Phasen, besonders die mittleren, verkürzt werden.

Geburten	1	2	3	4	5
Generationen	III Generat. 1. Geburt				
IV	○				
V	○	○	○ ◐	○ ●	●
VI	○	○	○ ◐	●	
VII	○	○ ◑	○ ◐	●	
VIII	○ ⊙	○ ●	●		
IX	●	●			

Tab. 12. Wärmekultur B von *Moina* (M a).

In der letzten Zeit hat Kuttner (10) durch experimentelle Untersuchungen für mehrere Daphnidenarten den Nachweis erbringen wollen, dass die Temperatur keinen modifizierenden Einfluss auf die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden ausübt. Aus den einzelnen Tabellen, die sie gibt, geht hervor, dass die gamogenetische Fortpflanzung sowohl in niedrigerer als in höherer Temperatur auftreten kann, was auch meine Untersuchungen gezeigt haben.

Es ist aber gar nicht berechtigt, wenn Frl. Kuttner behauptet, dass die Temperatur gar keinen Einfluss auf die Zyklusdetermination bei den Daphniden hat und dass diese lediglich von inneren Faktoren bedingt wird. Kuttner gibt keine statistische oder irgendeine andere übersichtliche Zusammenfassung ihrer Resultate, aus welcher ein genaues Zahlenverhältnis der parthenogenetischen zu den gamogenetischen Tieren in klarer Weise ersichtlich wäre. Eine solche Zusammenfassung der wichtigsten Kulturergebnisse Frl. Kuttner's an *Simocephalus exspinosus* habe ich gemacht; sie ergab mir folgende Resultate[11]).

I. Wärmekulturen (A, B, C, D, E).

Im ganzen 1844 Nachkommen, und zwar:

1243 parthenogenetische Weibchen,
331 Ephippialweibchen und Männchen,
270 nicht geprüfte Weibchen.

Das Zahlenverhältnis zwischen parthenogenetischen und gamogenetischen Tieren ist also 78, 98 : 21, 02.

II. Zimmertemperaturkulturen (F, G, H, I, K).

Im ganzen 1034 Tiere, nämlich:

299 parthenogenetische Weibchen,
306 Ephippialweibchen und Männchen,
429 nicht geprüfte Weibchen.

Das Verhältnis zwischen parthenogenetischen und gamogenetischen Nachkommen ist hier 49, 42 : 50, 58.

Aus dieser kleinen Zusammenfassung sieht man, dass die Zahl der gamogenetischen Tiere im Verhältnis zu der der parthenogenetischen viel größer in der Zimmertemperatur ist als in der Wärme.

Der Schluss also, dass die Temperatur ganz ohne Einfluss auf die Zyklusdetermination der Daphniden ist, scheint mir nicht berechtigt zu sein.

Für *Simocephalus vetulus*, von welchem Frl. Kuttner auch größere Wärmekulturen züchtete, fehlt ebenso eine genaue Angabe der Zahl der Nachkommen, so dass eine statistische Zusammenfassung unmöglich ist. Deshalb kann man die Wirkung der hohen Temperatur nicht genau einschätzen.

Bei *Moina paradoxa* wurden zwei kleine Kulturen gehalten, die keine große Beweiskraft besitzen, da wegen der Kürze der Züchtung und des Mangels der Genealogie[12]) die innere Tendenz der Tiere

11) Wo die genaue Zahl der Nachkommen einer Geburt nicht angegeben war, habe ich sie durch eine mittlere Zahl (15) ersetzt.

12) Die einzigen Kulturen Kuttner's, bei welchen man die Entwickelung der Tiere genealogisch verfolgen kann, sind die oben erwähnten Wärme- und Zimmer-

gar nicht zu kontrollieren ist. Bei der dritten größeren Kultur derselben Art fehlt eine Kontrollkultur in der Zimmertemperatur, so dass jede Vergleichung unmöglich ist.

Von *Ceriodaphnia reticulata* entnahm Frl. Kuttner drei Ephippialweibchen aus einem Tümpel und brachte sie in die Wärme. Die Tiere bildeten nochmals Ephippien, dann Sommereier. Die Nachkommen der letzteren wurden auf drei verschiedene Temperaturen verteilt. Die sechs Weibchen der Wärmekultur brachten sämtlich Sommereier hervor; von den sechs Weibchen der Zimmerkultur starben fünf ab, das sechste produzierte Sommereier, von den sechs Weibchen der Kältekultur starben vier ab, die beiden anderen brachten ebenfalls Sommereier hervor. Natürlich kann man auf Experimente an Tieren, welche in den letzten Stadien der Degeneration standen, keinen großen Wert legen. Deshalb glaube ich, dass dieses Experiment, sowie alle anderen, die mit solchen degenerierten Tieren gemacht worden sind, weder einen positiven, noch einen negativen Wert zum Studium normaler Vorgänge besitzen können.

Die Untersuchungen bei *Daphnia longispina* betreffen vor allem die Entwickelung einer Kolonie im Winter (Dezember bis Februar). Anfangs waren die Tiere in ausgesprochen gamogenetischer Fortpflanzung; später (Mitte Januar) traten sie in die degenerative Phase ein, und am 20. Februar starb die ganze Kolonie aus. Kuttner brachte nun parthenogenetische und Ephippialweibchen, welche in der gamogenetischen Phase standen, in die Zimmertemperatur und beobachtete, dass nach acht Tagen abermals sowohl parthenogenetische als Ephippialweibchen wieder auftraten. Da auch hier eine genaue Angabe der Zahl der Fälle fehlt, ist es unmöglich, sich von der Wirkung der Temperatur ein genaues Bild zu machen.

Die mit *Daphnia pulex* angestellten Experimente haben vor allem wieder den Nachteil, dass Tiere der letzten Phase verwandt wurden. Das zeigt besonders deutlich die außerordentliche Sterblichkeit in dem ersten Versuch.

Aus diesen Auseinandersetzungen geht hervor, dass die Arbeit Kuttner's zwei große Nachteile hat: Erstens sind die Stammtiere bei fast allen Kulturen nicht aus Dauereiern gezüchtet worden, sondern stammen aus verschiedenen Fortpflanzungsperioden und zwar sehr häufig aus der letzten, so dass viele Resultate im Lichte der im ersten Teile dieser Arbeit analysierten Vorgänge ihre Beweiskraft verlieren; zweitens fehlen genaue Zahlen und statistische Zusammenfassungen der wichtigsten Kulturergebnisse, besonders bei *Simocephalus exspinosus*, wo auch die Genealogie zu verfolgen

kulturen von *Simocephalus exspinosus*, insofern nur bei dieser Art Dauereier gezüchtet waren. Bei allen anderen Arten sind die Stammtiere unbekannter Abstammung.

ist, vollständig. Im ganzen hat die Arbeit Frl. Kuttner's einen ausgesprochen negativen Charakter, da sie vor allem sich gegen Issakowitsch wendet und zu beweisen sucht, dass seine Schlussfolgerungen nicht richtig sind. Dass Issakowitsch den Einfluss der äußeren Faktoren überschätzt hat, kann ich auch zugestehen. Dass aber Kuttner ihrerseits in der Einschätzung der inneren Faktoren ebenfalls zu weit gegangen ist, scheint mir aus den bisherigen Auseinandersetzungen außer Zweifel zu stehen. Es hat sich ja klar erwiesen, dass eine längere Wirkung der hohen Temperatur die gamogenetische Fortpflanzung aufzuschieben und zu verkürzen vermag. Die *Simocephalus exspinosus*-Experimente von Frl. Kuttner selbst haben ergeben, dass die Zahl der gamogenetischen Tiere im Verhältnis zu den parthenogenetischen in der Wärme viel kleiner ist als in der Zimmertemperatur.

Ebenso klare Resultate für die die Parthenogenesis begünstigende Wirkung der hohen Temperatur kann man auch bei einer kürzeren Anwendung dieses Faktors in der Periode des Übergangs von der parthenogenetischen zur gamogenetischen Fortpflanzung bekommen, da die Tiere in diesem Moment sich in einem äußerst labilen Zustand befinden. Wenn man solche Tiere unter verschiedenen Temperaturen kultiviert, sieht man sehr häufig, dass die in der mittleren Temperatur weiter kultivierten Dauereier bilden, während ihre in höherer Temperatur gezüchteten Geschwistertiere parthenogenetisch bleiben.

Bei *Moina* sind solche Versuche durch die spezifische Färbung der Eier sehr erleichtert, da man hier die innere Tendenz mit großer Wahrscheinlichkeit äußerlich erkennen kann. Tiere mit violettblauen oder blauen Subitaneiern geben, wie gesagt, meistens gamogenetische Tiere. Wenn man nun solche Tiere in die Wärme bringt, so sind ihre Nachkommen zum größten Teil parthenogenetische Weibchen. Ein analoges Resultat ergibt sich, wenn man Nachkommen von violettblauen oder blauen Eiern in zwei Teile trennt und den einen unter denselben Bedingungen weiter züchtet, den anderen in eine höhere Temperatur versetzt. Dann behalten die in die Wärme gebrachten Tiere in viel größerem Prozentsatz die Parthenogenesis bei.

Um diese Verhältnisse deutlicher zu machen, werde ich einige Beispiele angeben:

A. *Simocephalus.*

1. Aus der vierten Geburt eines Tieres der siebten Generation (Kultur Sa) erhielt ich 10 Nachkommen, von denen ich 5 unter denselben Bedingungen weiter kultivierte, die anderen 5 in die Wärme brachte. Von den ersteren haben 3 Ephippien gebildet, 2 Subitaneier, die letzteren bildeten alle ohne Ausnahme Subitaneier.

2. Aus der dritten Geburt eines Tieres der 10. Generation (Kultur Sa) erzielte ich 12 Nachkommen, von denen ich die eine Hälfte in Zimmertemperatur, die andere in Wärme kultivierte. Von den ersteren bildeten 2 Dauereier, 4 Subitaneier; letztere sind alle parthenogenetisch geblieben.

3. Die vierte Geburt desselben Tieres brachte mir 9 Nachkommen, von denen ich 4 unter denselben Bedingungen, 5 in der Wärme züchtete. Die ersteren bildeten alle ohne Ausnahme Dauereier, von den letzteren hatten 2 Dauereier, 3 Subitaneier.

B. *Moina.*

4. Aus zwei Tieren der dritten Generation (Ma), die in der Zimmertemperatur bei der vierten Eibildung bläuliche Eier bildeten, züchtete ich das eine Tier unter gleichen Bedingungen weiter, das andere in der Wärme. Die Nachkommen des ersten waren sowohl parthenogenetische wie Ephippialweibchen (10 : 7), die des zweiten alle Subitanweibchen.

5. Aus einem Tier der dritten Generation (Kultur Mb) erhielt ich aus der zweiten Geburt 22 Weibchen aus violettblauen Eiern. Ich ließ 11 unter denselben Bedingungen (Zimmertemperatur), während ich die übrigen in einem neuen Glase in die Wärme überführte. Von den ersten bildeten 5 Subitaneier, 6 Dauereier, die übrigen (Wärme) bildeten alle Subitaneier.

6. Aus der dritten Geburt desselben Tieres hatte ich 13 Weibchen aus bläulichen Eiern. Ich ließ wieder 8 unter denselben Bedingungen (Zimmertemperatur) und brachte die anderen 5 in die Wärme und zwar sehr spät, erst einen Tag vor der Eibildung. Die ersten 8 Tiere bildeten alle Dauereier, von den letzten 1 Tier 1 Dauerei, die anderen 4 Subitaneier.

7. Aus der dritten Geburt eines Tieres der vierten Generation (Mb) gingen 11 Weibchen aus blauen Eiern hervor. Die 5 unter denselben Bedingungen gezüchteten Tiere haben alle Dauereier gebildet, von den 6 in die Wärme gebrachten bildeten 2 Subitaneier, 2 Dauereier und 2 starben vor der Geschlechtsreife.

8. Aus der zweiten Geburt eines Tieres der fünften Generation (Mb) bekam ich 4 weibliche Nachkommen aus blautrüben Eiern. Ich züchtete sie in der Zimmertemperatur weiter, bis ihre Ovarien eine deutliche ziegelrote Farbe annahmen, was nur bei der Anlage von Dauereiern vorkommt — und brachte sie sodann in die Wärme. 2 bildeten Dauereier, 2 andere aber Subitaneier, die merkwürdigerweise die niemals unter normalen Verhältnissen vorkommende ziegelrote Farbe der Dauereier besaßen.

Aus diesen Beispielen geht wohl mit Sicherheit hervor, dass man durch höhere Temperaturen das Auftreten der gamogenetischen

Fortpflanzung verschieben kann und zwar um so entschiedener, je früher man eingreift.

Ganz analoge Resultate ergaben mir meine Massenkulturen. Wenn man aus einem meso- oder metagenen aber proterotoken Tiere eine Massenkultur anlegt, kann man den Verlauf eines Zyklus, wie er sich im Freien abspielt, im Kleinen verfolgen. Die ersten Geburten geben fast ausschließlich parthenogenetische Weibchen, welche die erste Phase ausmachen. Nach längerer oder kürzerer Zeit beginnt die zweite Phase mit dem Auftreten der ersten Männchen und Ephippialweibchen. Bis jetzt war die kleine Kolonie in beständiger Zunahme der Individuenzahl, und die Regel ist, dass die größte Individuenzahl mit der höchsten Blüte der gamogenetischen Fortpflanzung zusammenfällt[13]). Nach dem Ablauf der Gamogenesis beginnt eine beständige Abnahme der Individuenzahl, die den Beginn der dritten Phase anzeigt. Hier haben wieder die parthenogenetischen Weibchen die Oberhand, während Männchen und Ephippialweibchen langsam verschwinden. Die Kolonie ist jetzt in ihrer Fortpflanzungstätigkeit erschöpft und geht dem natürlichen Tode entgegen.

Individuelle Störungen dieses Bildes können natürlich auf jedem Stadium eintreten, da das Stammtier nicht immer dieselbe Lebenskraft besitzt. Jede Phase kann von längerer oder kürzerer Dauer sein, manchmal wird — ebenso wie im Freien — eine zweite gamogenetische Periode[14]), immer mit einer relativen Zunahme der Indi-

13) Eine rein gamogenetische Fortpflanzung konnte ich in keinem Fall konstatieren und, soviel ich weiß, ist sie auch in der Natur bis jetzt nie beobachtet worden. In allen Stadien der Entwickelung sind einige wenige oder mehrere Subitanweibchen aufzufinden.

14) Das Verschwinden der Männchen und Ephippialweibchen nach der ersten gamogenetischen Periode und das häufige Auftreten einer zweiten in meinen Massenkulturen ist, glaube ich, so zu erklären: Mit der übermäßigen Zunahme der Individuenzahl beginnt natürlich ein größerer Kampf um Nahrung und Sauerstoff zwischen den einzelnen Individuen, dessen Folge eine passive Selektion ist. Die schwächeren Tiere gehen zum größten Teil zugrunde, und nur die kräftigeren bleiben am Leben, die, wie schon gesagt, eine größere Tendenz zur Parthenogenesis haben. So ist zu erklären, warum in Massenkulturen auf die Blüte der Gamogenesis wiederum eine fast reine parthenogenetische Periode folgt. Wenn die Kolonie noch kräftig ist, kommt es natürlich zu einer neuen stärkeren Vermehrung und zu einer neuen gamogenetischen Periode; sonst beginnt eine langsame Degeneration, die zum Tode der Kolonie führt.

Ob man die Erklärung auch auf den dizyklischen Fortpflanzungsrhythmus vieler Daphnidenarten, wie er sich im Freien abspielt, anwenden kann, ist eine Frage, die ich nicht beantworten kann, da ich die Lebensverhältnisse der Tiere im Freien bis jetzt sehr ungenügend studiert habe. Jedenfalls finde ich die herrschende Erklärung, dass die erste gamogenetische Periode eine Reminiszenz an die eiszeitlichen klimatischen Verhältnisse ist, etwas gezwungen. Denn erstens wissen wir zu wenig Positives über die Herkunft der einzelnen Cladocerenarten und zweitens ist diese Eigentümlichkeit keine allgemeine und regelmäßige Erscheinung, wie das aus den Angaben der verschiedenen Beobachtern hervorgeht. Außerdem sind die Daphniden so labil, dass eine so starke Reminiszenz sehr unwahrscheinlich ist.

viduenzahl verknüpft, eintreten, bevor die Kolonie ganz erschöpft wird.

Im großen und ganzen aber sieht man immer dasselbe Bild: Innerhalb eines Zyklus drei Phasen, in deren erster und dritter vorwiegend parthenogenetische Tiere auftreten, während in der mittleren eine größere oder kleinere Zahl von Tieren gamogenetisch ist.

Wenn man nun solche Massenkulturen, deren Stammtiere aus einer und derselben Geburt hervorgegangen sind, unter verschiedenen Temperaturbedingungen kultiviert, so bleibt das Bild im großen und ganzen unverändert; im einzelnen schwankt die Individuenzahl der ganzen Kolonie, die Dauer der verschiedenen Phasen sowie das Verhältnis der gamogenetischen zu den parthenogenetischen Tieren in verschiedenen Grenzen. Und zwar ist die Individuenzahl wie die Dauer der verschiedenen Phasen und die relative Zahl der gamogenetischen Tiere immer größer bei niedriger als bei höherer Temperatur.

Um das besser zu erläutern, werde ich zwei Beispiele von *Simocephalus* erwähnen:

1. Aus den Nachkommen der zweiten Geburt eines Tieres der 10. Generation (Kultur Sa) habe ich vier verschiedene Massenkulturen angelegt: eine in der Wärme, eine bei Zimmertemperatur und Futter, eine dritte bei Zimmertemperatur und Hunger und eine vierte in der Kälte. Die Resultate, die mir die zwei letzteren (Hunger, Kälte) gegeben haben, werde ich später im Anschluss an die betreffenden Kapitel besprechen; hier werde ich mich nur auf die zwei ersteren beschränken.

Die Zimmerkultur hatte im Maximum[15]) 185 Tiere, darunter 51 geschlechtsreife und zwar 16 Subitanweibchen, 18 Ephippialweibchen, 17 Männchen, im ganzen 16 parthenogenetische Tiere gegenüber 35 gamogenetischen, d. h. 31,4 % parthenogenetische, 68,6 % gamogenetische Tiere.

Die Wärmekultur hatte im Maximum 134 Tiere[16]), darunter 37 geschlechtsreife und zwar 28 Subitanweibchen, 4 Ephippialweibchen, 5 Männchen, was ein Verhältnis von 75,67 % für die parthenogenetischen, 24,33 % für die gamogenetischen Tiere ergibt.

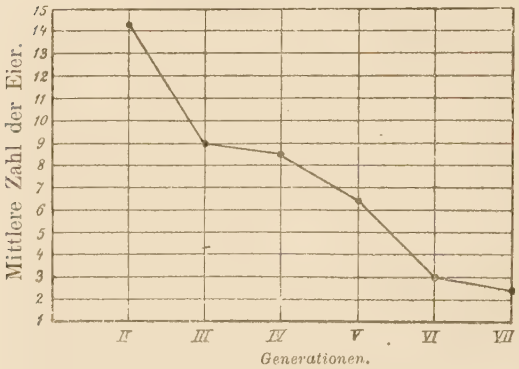
2. Aus den Nachkommen der zweiten Geburt eines Tieres der zwölften Generation (Sa) legte ich drei Massenkulturen an: eine in

15) Alle diese Massenkulturen habe ich in ihrer ganzen Entwickelung verfolgt und mehrmals in dieser Zeit untersucht. Wegen der Übersichtlichkeit bespreche ich hier nur den Zeitpunkt, wo die Kolonien die größte Zahl der Individuen und damit der gamogenetischen Tiere besaßen.

16) Das kleinere Maximum der Individuenzahl bei den Wärmekulturen erkläre ich dadurch, dass, infolge der Steigerung der Lebensenergie, die Tiere in der Wärme mehr Sauerstoff und Nahrung brauchen, deshalb einen stärkeren Kampf durchführen müssen.

der Zimmertemperatur, eine in der Wärme und eine dritte in der Kälte.

Die Zimmerkultur hatte als Maximum 143 Tiere, darunter 30 geschlechtsreife und zwar 13 parthenogenetische Weibchen, 16 Ephippialweibchen, 1 Männchen, im ganzen 43,33% parthenogenetische und 56,67% gamogenetische Tiere.

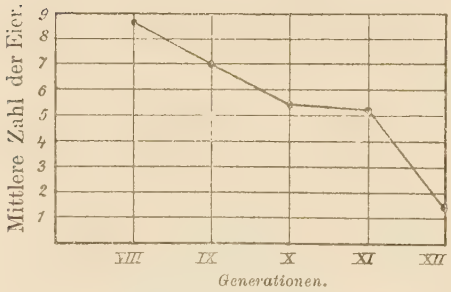


Tab. 13. Zahl der Eier bei *Simocephalus* nach Generationen (Wärmekultur A).

Die Wärmekultur gab als Maximum 111 Tiere, darunter 25 geschlechtsreife und zwar 20 Subitanweibchen, 2 Ephippialweibchen, 3 Männchen, also im ganzen ein Verhältnis von 80% parthenogenetischen zu 20% gamogenetischen Tieren.

Die Kältekultur werde ich später in dem betreffenden Kapitel besprechen.

Aus diesen Beispielen ergibt sich, dass die Zahl der gamogenetischen Tiere in der Wärme viel kleiner ist als in der Zimmertemperatur, was sonst mit den oben angegebenen Resultaten der Einzelkulturen vollständig übereinstimmt.



Tab. 14. Zahl der Eier bei *Simocephalus* nach Generationen (Wärmekultur B).

Bevor wir nun das Kapitel vom Einfluss der Wärme schließen, müssen wir in Kürze noch einige andere Änderungen erwähnen, die durch die Einwirkung der höheren Temperatur hervorgerufen werden.

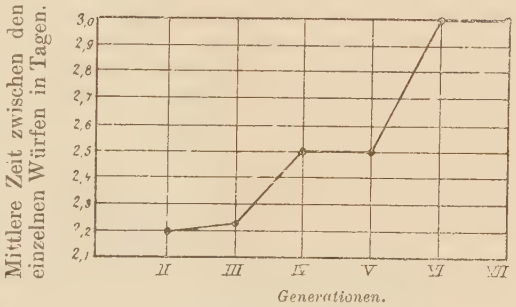
1. Die Zahl der Würfe und die Zahl der Eier wird etwas herabgesetzt.

Das erste Resultat ist ersichtlich aus einem Vergleich der Tabellen 9 u. 10 mit der Tafel I und der Tabellen 11 u 12 mit der Tafel II.

Dass auch die Zahl der Eier bei den Wärmekulturen kleiner ist, ergibt sich aus einem Vergleich der Tabellen 13 u. 14, wo die Zahl der Eier bei zwei Wärmekulturen von *Simocephalus* tabellarisch angegeben ist, mit der Tabelle 2.

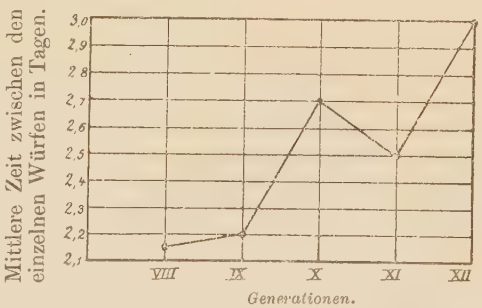
2. Die Größe der Subitaneier sowie die Größe der neugeborenen

Tiere steht gegenüber denen der Zimmertemperatur zurück. Da der Verlauf der Wärmekulturen von dem der Zimmerkulturen verschieden war, ist es nicht möglich, den Unterschied durch einen tabellarischen Vergleich ersichtlich zu machen; aber aus einer statistischen Berechnung aller Fälle, die ich in der Zimmertemperatur (615) und in der Wärme (243) auf die Größe genau untersucht habe, ergibt sich ein bedeutender Unterschied: Die Eier haben in der Zimmertemperatur einen Mittelwert (Länge und Breite[17]) miteinander multipliziert und durch 2 dividiert) von 89,34, in der Wärme einen solchen von 79,13; die neugeborenen Tiere in der Zimmertemperatur eine mittlere Länge von 0,68 mm, in der Wärme eine solche von 0,63 mm.



Tab. 15. Zwischenzeit von Wurf zu Wurf bei *Simocephalus* (Wärmekultur A).

3. Die Zeit zwischen zwei aufeinanderfolgenden Geburten ist in der Wärme kleiner, die Entwickelungsgeschwindigkeit also größer als in der Zimmertemperatur. Das ist ersichtlich aus der Vergleichung der Tabellen 15 und 16, welche die Entwickelungszeit bei zwei Wärmekulturen von *Simocephalus* (Tab. 9 und 10) in Tagen und Generationen angeben, mit der Tabelle 7. Bei der Zimmertemperatur bewegt sich die Entwickelungszeit zwischen 3,14 und 4,75, bei der Wärme zwischen 2.14 und 3,0 Tagen.



Tab. 16. Zwischenzeit von Wurf zu Wurf bei *Simocephalus* (Wärmekultur B).

4. Die Größenzunahme von Häutung zu Häutung ist kleiner als in der Zimmertemperatur. So fand ich als Mittelwert von 30 Fällen, wobei ich die Größenzunahme bei allen Häutungen in Betracht zog, 0,120 mm (in der Zimmertemperatur 0,124) und für die ersten 6 Häutungen 0,187 mm (in der Zimmertemperatur 0,196).

Aus den voranstehenden Erhebungen ergibt sich das Resultat, dass die Tiere in der Wärme kleiner bleiben als in der Zimmer-

17) In Strichen des Okularmikrometers.

temperatur. Bei der ersten Eibildung — die Zahl der Häutungen, die vor der Geschlechtsreife stattfinden, ist in der Wärme dieselbe wie in der Zimmertemperatur — habe ich als Mittelwert die Länge von 1,40 mm gefunden, während sie in der Zimmertemperatur 1,50 mm beträgt.

Die größten Tiere, die man in der Wärme findet, übertreffen selten die Länge von 2 mm.

In Zusammenfassung der bis jetzt über die Einwirkung der Wärme gewonnenen Resultate können wir sagen:

1. Die Wärme verzögert das Eintreten der gamogenetischen Fortpflanzung und verkürzt sie, und das um so energischer, je früher sie angewandt wird.

2. Sie verkürzt den Verlauf des ganzen Zyklus, indem sie nach Ablauf relativ weniger Generationen zur Degeneration führt.

3. Sie vermindert die Zahl der Eier und Würfe.

4. Sie vermindert die Größe der Eier und neugeborenen Tiere.

5. Sie verkürzt die Entwickelungszeit; und

6. sie führt zu einer Herabsetzung der Körpergröße auf allen Stadien der Entwickelung.

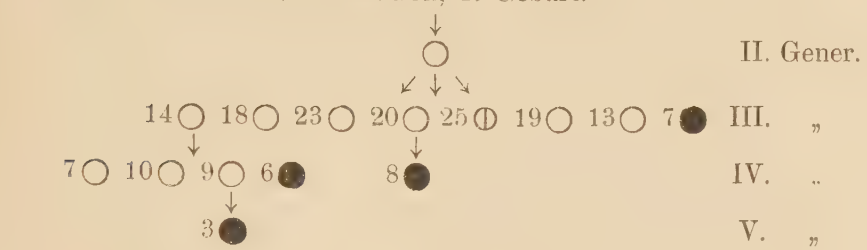
V. Einfluss der Kälte.

Als niedrige Temperatur habe ich 6—8° angewandt, ähnlich wie Issakowitsch (8°) und Kuttner (6°). Trotz der Einheitlichkeit der Methode haben diese zwei Forscher merkwürdigerweise ganz entgegengesetzte Resultate erzielt.

Nach den Angaben Issakowitsch's waren seine Kältekulturen immer kurzlebig; sie hatten eine noch stärkere Tendenz zur Bildung von gamogenetischen Tieren als die Zimmerkulturen. Es traten meist schon im ersten Wurf Männchen auf und bald starb aus Mangel an Weibchen die Kultur aus. Manchmal bildeten die Tiere, in die Kälte gebracht, sofort Ephippien. Auf der anderen Seite bestreitet Kuttner ganz und gar diesen Einfluss der Kälte und führt auch experimentelle Tatsachen als Stütze dieser Behauptung an.

Die Fälle, die beide anführen, sind aber zu gering an Zahl (Kuttner hat nur bei *Simocephalus vetulus* und *Daphnia pulex* einige wenige Kälteversuche gemacht, die außerdem von zu kurzer Dauer waren), um sichere Schlüsse ziehen zu können. Eine längere Einwirkung der Kälte hat bis jetzt niemand studiert. Sonst würde es schon bekannt sein, dass die Kälte mehr als die hohe Temperatur bei einer exzessiven Anwendung im Laufe relativ kurzer Zeit Degenerationserscheinungen einleitet.

Folgende zwei Tabellen (Tab. 17 u. 18) werden das deutlich zeigen.



Tab. 17. Kältekultur A von *Simocephalus* (Sa). Dauer der Kultur 6 Monate.

Tab. 18. Kältekultur B von *Simocephalus* (Sb). Dauer der Kultur $6^1/_2$ Monate.

Die Betrachtung dieser Tabellen zeigt, dass die niedrige Temperatur bei längerer Einwirkung eine frühzeitige Degeneration hervorbringt.

Dass hier nicht etwa schlechte Versorgung meiner Kältekulturen die Ursache dieser Degeneration war, beweist ein sehr interessantes Experiment, welches die Natur selbst zufällig gemacht hat und das von Stingelin (13) beschrieben worden ist.

In einem kleinen Weiher bei Münchensteiner war Mitte August eine Kolonie von *Moina brachiata* in gemischter Fortpflanzung. Am 4. September war der Weiher gänzlich ausgetrocknet. Am Anfang Oktober hat es geregnet und es sind aus den im Schlamm liegenden Dauereiern neue Tiere ausgeschlüpft. Bis Ende Oktober waren alle Individuen der Kolonie parthenogenetische Weibchen, was der langsamen Entwickelung bei niedrigerer Temperatur zuzuschreiben ist. Im November sind die äußeren Bedingungen sehr ungünstig geworden; die Tiere sind trotzdem parthenogenetisch geblieben bis zu dem Moment, wo die ganze Kolonie zugrunde gegangen ist und zwar so vollständig, dass im nächsten Sommer in demselben Weiher keine Spur von *Moina brachiata* zu finden war.

Alle diese Fälle beweisen, dass eine sehr niedrige Temperatur, wenn sie auf die ersten Stadien der parthenogenetischen Entwickelung angewandt wird, nicht imstande ist, die Gamogenesis herbeizuführen, sondern direkt zur Degeneration führt. Bis hier scheint also Kuttner im Recht zu sein.

In der Periode des Übergangs von der Parthenogenesis zur Gamogenesis kann man sich aber überzeugen, dass die niedrige Temperatur wirklich die Gamogenesis begünstigt, wie es vielfach bis jetzt behauptet worden ist.

Um das zu beweisen, werde ich einige Experimente, die in der Zeit des Überganges gemacht worden sind, erwähnen.

A. *Simocephalus.*

1. Aus der fünften Geburt eines Tieres der sechsten Generation (Kultur Sa) habe ich 10 Weibchen bekommen, von denen ich 5 in der Zimmertemperatur weiter züchtete, die übrigen 5 in die Kälte brachte. Die ersten 5 haben Subitaneier gebildet, von den 5 Kältetieren hatten 2 Subitaneier, 3 Dauereier.

2. Aus der vierten Geburt eines Tieres der neunten Generation (Sa) sind 12 Weibchen geboren worden, von denen ich 6 in Kälte züchtete. Von denselben bildeten 2 Subitaneier, die 4 übrigen Dauereier, während die in der Zimmertemperatur weiter kultivierten ohne Ausnahme Subitaneier bildeten.

3. Aus der vierten Geburt eines Tieres der 14. Generation (Sa) entstammten 8 Tiere, von denen ich die Hälfte in die Kälte brachte. Alle 4 Tiere bildeten Dauereier, während von den in der Zimmertemperatur weiter kultivierten 4 Exemplaren 2 auch Dauereier, die anderen 2 aber Subitaneier bildeten.

B. *Moina.*

4. Von einem Tier der siebten Generation (Ma) wurden bei der zweiten Geburt 18 Weibchen aus violettblauen Eiern geboren, von denen ich die eine Hälfte in der Zimmertemperatur weiter züchtete, die andere Hälfte in die Kälte (8- 10°)[18]) überführte.

Die ersteren haben alle Subitaneier gebildet, die der Kälte ausgesetzten ohne Ausnahme Dauereier.

5. Die dritte Geburt desselben Tieres ergab 23 Weibchen aus violettblauen Eiern. Ich kultivierte 12 unter denselben Bedingungen (Zimmertemperatur) und brachte die übrigen 11 in die Kälte. Von

18) Bei den meisten Kältekulturen von *Moina* habe ich eine relativ höhere Temperatur (8—10°) angewandt, die in einer Wanne mit fließendem Brunnenwasser leicht zu erreichen war, da diese Tiere empfindlicher gegen Kälte sind.

den ersteren bildeten 6 Dauereier, 6 Subitaneier, während die letzteren ohne Ausnahme Dauereier bildeten.

Ganz entsprechende Resultate haben mir die mit *Simocephalus* ausgeführten Massenkulturen angegeben, die ich unter verschiedenen Bedingungen züchtete.

1. Bei den Nachkommen eines Tieres der 10. Generation (2. Geburt) ergab die Wärmekultur (S. 771) als Maximum 134 Tiere und zwar im Verhältnis von 75,67% parthenogenetischen zu 24,33% gamogenetischen Tieren. In der Zimmertemperatur betrug das Maximum 185 Tiere und zwar 31,4% parthenogenetische, 68,6% gamogenetische Tiere. Die Kältekultur[19]) hatte als Maximum 189 Tiere, darunter 58 geschlechtsreife und zwar 13 parthenogenetische Weibchen, 24 Ephippialweibchen, 21 Männchen, d. h. ein Verhältnis von 22,42% parthenogenetischen zu 77,58% gamogenetischen Tieren. Die Zahl der gamogenetischen Tiere war also größer in der Kälte als in den anderen Temperaturen.

2. Bei den Nachkommen eines Tieres der 12. Generation (2. Geburt) ergab die Wärmekultur (S. 772) im Maximum 111 Tiere und ein Verhältnis von 80% parthenogenetischen zu 20% gamogene tischen Tieren. Die Zimmerkultur ergab mir als Maximum 143 Tiere und das Verhältnis von 43,33% parthenogenetischen zu 56,67% gamogenetischen Tieren. Das Maximum der Kältetiere betrug 156, darunter 37 geschlechtsreife Tiere und zwar 11 parthenogenetische Weibchen, 14 Ephippialweibchen, 12 Männchen, d. h. ein Verhältnis von 29,73% parthenogenetischen zu 70,27% gamogenetischen Tieren. Hier war also die Zahl der gamogenetischen Tiere in der Kälte größer als in der Zimmertemperatur und der Wärme.

Aus diesen Beispielen kann man schließen, dass die Kälte die gamogenetische Fortpflanzungsweise begünstigt, dass aber eine unvermittelte Abänderung der Kulturbedingungen, wie sie bis jetzt in der Regel ausgeübt wurde, eine rasch vor sich gehende Degeneration hervorruft. Deshalb haben die mit den proterogenotoken Tieren gemachten Experimente nur negative Resultate ergeben, während die mit mesogenotoken ein ganz anderes Bild zeigten.

Es ist damit ganz klar, warum Issakowitsch einerseits, Kuttner andererseits bei der Prüfung desselben Faktors und bei Anwendung derselben Methode ganz entgegengesetzte Resultate bekommen haben. Die Erklärung liegt darin, dass die Tiere, mit denen Issakowitsch und Kuttner experimentierten, verschiedenen Phasen angehörten. Die von Issakowitsch hatten schon eine starke Tendenz zur Gamogenesis, während die von Frl. Kuttner eine größere Tendenz zur Parthenogenesis besaßen.

19) Diese Massenkulturen habe ich zur Beschleunigung der Entwickelungsvorgänge bei etwas höherer Temperatur, nämlich bei 10° gehalten.

Weiterhin treten infolge der Kälteeinwirkung folgende Veränderungen auf:

1. Die Zahl der Eier vergrößert sich. Da die Kältekulturen sich nicht durch mehrere Generationen am Leben erhalten ließen, ist es mir unmöglich, einen tabellarischen Beweis zu geben. Aber aus einem Vergleich der Zahlen, die ich aus der Berechnung der Zahl der Eier bei den Generationen 1 (Kältekultur B, Tabelle 18) und 2 (Kältekultur A, Tabelle 17) in der Kälte bekommen habe, mit den entsprechenden Zahlen der Zimmerkulturen, sieht man, dass ein Unterschied zugunsten der Kälte existiert. So fand ich in der Kälte bei der ersten Generation einen Mittelwert von 19,4 für jede Geburt, bei der zweiten Generation 17,3, während die entsprechenden Zahlen in der Zimmertemperatur 17,4 und 15,9 betrugen (s. Tab. 2 S. 744).

2. Die Zahl der Würfe wird verringert: so habe ich in der Kälte bei einem Tier der ersten Generation 10 Geburten, bei einem der zweiten Generation 8 Geburten bekommen, während die entsprechenden Zahlen in der Zimmertemperatur auf 15 und 13 stiegen.

3. Die Größe der Subitaneier und der neugeborenen Tiere nimmt zu. In der Kälte fand ich als Mittelwert (statistische Berechnung aller 323 in der Kälte gemessenen Eier) 93,37 (gegen 89,34 in der Zimmertemperatur und 79,13 in der Wärme); für die neugeborenen Tiere fand ich eine Mittellänge von 0,70 mm (Zimmertemperatur 0,68 mm, Wärme 0,63 mm).

4. Die Entwickelungsgeschwindigkeit nimmt ab, da die Zeit von einer Häutung zur anderen beträchtlich zunimmt. So bekam ich als Mittelwert bei einer statistischen Berechnung aller in der Kälte beobachteten Fälle (6—8°) 17,23 Tage gegen 3,14—4,75 der Zimmertemperatur und 2,14—3,0 der Wärme. Die Entwickelungsgeschwindigkeit ist also viermal so klein in der Kälte als in der Zimmertemperatur.

5. Die Größenzunahme von Häutung zu Häutung nimmt zu. So fand ich als Mittelwert bei 30 Fällen mit Berechnung der Größenzunahme in allen Häutungen 0,146 mm (in der Zimmertemperatur 0,124 mm, in der Wärme 0,120 mm); mit Berechnung nur der ersten 6 Häutungen 0,199 mm (Zimmertemperatur 0,196 mm, Wärme 0,187 mm). Das Resultat dieser größeren Wachstumszunahme von Häutung zu Häutung ist, dass die Tiere bei der ersten Eibildung — die Zahl der Häutungen, die vor der Geschlechtsreife stattfinden, bleibt dieselbe in allen Temperaturen — größer als bei höherer Temperatur sind: Mittellänge für die Kälte 1,56, für die Zimmertemperatur 1,50, für die Wärme 1,40 mm. Die größten Tiere können über 2,6 mm erreichen.

Zusammenfassend kann man nun sagen, dass die Kälte:

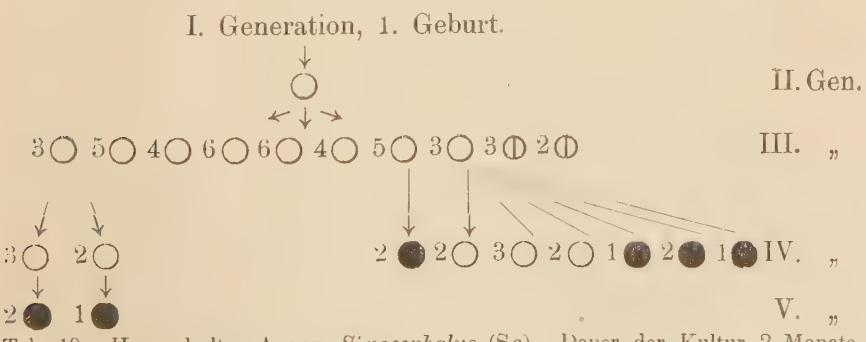
1. das Auftreten der gamogenetischen Fortpflanzung begünstigt,

2. bei längerer Wirkung degenerativ wirkt,
3. die Zahl der Eier vergrößert,
4. die Zahl der Würfe vermindert,
5. die Größe der Subitaneier und der neugeborenen Tiere befördert,
6. die Entwickelungsgeschwindigkeit vermindert,
7. die Wachstumsgröße zwischen zwei Häutungen befördert.

VI. Einfluss des Hungers.

Den Hunger habe ich in zweifacher Weise einwirken lassen: Einzelkulturen versetzte ich unvermittelt in den Hungerzustand, ebenso wie ich es bei der Anwendung der höheren und niedrigeren Temperatur getan habe: Ich brachte die Tiere in Gläser mit reinem filtriertem Wasser und ließ sie dort hungern. Die Gläser deckte ich immer sorgfältig zu, um die Entwickelung von Bakterien zu verhindern. Nur wenn die Tiere ganz erschöpft waren und nicht mehr Geschlechtsprodukte produzieren konnten, gab ich ihnen eine geringe Dose von Nahrung, so dass sie sich am Leben erhalten und Geschlechtsprodukte bilden konnten. Bei Massenkulturen dagegen ließ ich den Hungerzustand allmählich eintreten: ich fütterte eine Kultur erst reichlich und ließ sie dann langsam die Nahrung aufbrauchen, ohne sie zu ersetzen.

Die Resultate der ersten Kulturmethode waren ganz negativ. Es ist mir nicht gelungen, eine Begünstigung der gamogenetischen Fortpflanzung durch den Hunger zu bestätigen. Das einzige positive Resultat, was ich erhalten konnte, ist, dass der Hunger sowie die hohe und niedrige Temperatur bei unvermittelter Anwendung und längerer Einwirkung degenerativ auf die Organisation der Tiere wirkt. Das kann aus der folgenden Tabelle (19) ersehen werden, die eine Abzweigung von der ersten Geburt eines Tieres der ersten Generation von *Simocephalus* (Kultur Sa) darstellt.



Tab. 19. Hungerkultur A von *Simocephalus* (Sa). Dauer der Kultur 2 Monate.

Wie man sieht, ist die ganze Kultur innerhalb einiger Generationen in ganz analoger Weise wie die Kältekulturen A und B

(Tab. 17 u. 18) abgestorben, ohne irgendeine Tendenz der Gamogenesis erkennen zu lassen. Alle Nachkommen waren Weibchen, von denen die bis zur Geschlechtsreife verfolgten parthenogenetisch waren.

Eine ähnliche Degeneration sieht man auch bei den länger geführten Hungerkulturen Kuttner's, die ausschließlich mit der ersten Methode gezüchtet hat — besonders bei der Kultur O. Die Kultur N hat es länger ausgehalten (5 Generationen), vielleicht deshalb, weil Frl. Kuttner ihre Tiere reichlicher gefüttert hat als ich.

Issakowitsch dagegen hat nicht so lange kultiviert, da er von Anfang an positive Resultate gehabt hat. Bei allen seinen Kulturen traten nämlich ähnlich wie bei seinen Kältekulturen gleich gamogenetische Tiere auf, so dass keine längere Generationsfolge möglich war. Da Issakowitsch sowohl bei seinen Kälte- als bei den Hungerexperimenten dieselbe Methode der unvermittelten Anderung der Kulturbedingungen, wie Frl. Kuttner und ich angewandt haben, so muss die Abweichung seiner Resultate sich aus anderen Ursachen heraus erklären lassen und zwar wahrscheinlich daraus, dass er verhältnismäßig schwächere Tiere mit einer größeren Tendenz zur Gamogenesis als Stammtiere für seine Kulturen anwandte. Eine genaue Kontrolle seiner Stammtiere ist leider unmöglich, da über die Genealogie seiner Tiere keine Angaben gemacht worden sind. Jedenfalls scheint die Kolonie, aus welcher er seine Tiere genommen hat, sehr kurzzyklisch gewesen zu sein, wofür auch der Umstand spricht, dass die Tiere nicht direkt aus dem Freien, sondern aus einem Zuchtglas des zoologischen Instituts von München stammten. Sonst ist nicht zu erklären, wie er sowohl bei der Kälte als beim Hunger sofort gamogenetische Tiere in allen Fällen erzielt hat, während Frl. Kuttner und ich mehrmals negative Resultate erhalten haben.

Ganz andere Resultate gab mir dagegen die allmähliche Nahrungsentziehung bei Massenkulturen. Hier trat der die gamogenetische Fortpflanzung begünstigende Einfluss des Hungers deutlich hervor, wie aus folgenden Beispielen hervorgeht:

1. Aus den Nachkommen des zweiten Wurfes eines Tieres der 10. Generation (Sa) legte ich verschiedene Kulturen an, von denen mir die gut ernährte (s. oben S. 788) als Maximum 185 Tiere gab, darunter 16 parthenogenetische und 35 gamogenetische, d. h. ein Verhältnis von 31,4 % parthenogenetischen zu 68,6 % gamogenetischen Tieren. Die Hungerkultur ergab nun 111 Tiere als Maximum, darunter 27 geschlechtsreife Tiere und zwar 5 parthenogenetische Weibchen (3 ohne Eier im Brutraum), 7 Ephippialweibchen, 15 Männchen, d. h. ein Verhältnis von 18,51 % parthenogenetischen zu 81,49 % gamogenetischen Tieren.

2. Aus den Nachkommen der zweiten Geburt eines Tieres der

11. Generation legte ich zwei Massenkulturen in der Zimmertemperatur an, von denen ich die eine immer gut fütterte, die zweite anfangs gut ernährte, ohne dann das Futter zu ersetzen.

Die Nahrungskultur gab mir als Maximum 203 Tiere, davon 53 geschlechtsreife und zwar 33 parthenogenetische Weibchen, 14 Ephippialweibchen, 6 Männchen, was ein Verhältnis von 62,27% parthenogenetischen zu 37,73% gamogenetischen Tieren ergibt.

In der Hungerkultur betrug das Maximum 117 Tiere, darunter 28 geschlechtsreife und zwar 7 parthenogenetische Weibchen (3 ohne Eier im Brutraum), 8 Ephippialweibchen, 13 Männchen, d. h. ein Verhältnis von 25% parthenogenetischen zu 75% gamogenetischen Tieren.

3. Ein ähnliches Experiment habe ich mit zwei Nachkommen der ersten Geburt der 13. Generation (Sa) gemacht.

Die Futterkultur ergab als Maximum 217 Tiere, nämlich 24 parthenogenetische Weibchen, 12 Ephippialweibchen und 13 Männchen, d. h. ein Verhältnis von 48,98% parthenogenetischen zu 51,02% gamogenetischen Tieren.

Die Hungerkultur hatte im Maximum 96 Tiere, nämlich 5 parthenogenetische Weibchen, 6 Ephippialweibchen und 12 Männchen, was ein Verhältnis von 21,73% parthenogenetischen zu 78,27% gamogenetischen Tieren ergibt.

Aus diesen Beispielen ist es klar, dass langsam und progressiv eintretender Nahrungsmangel das Auftreten der gamogenetischen Fortpflanzung begünstigt, während unvermittelte Nahrungsentziehung zur Degeneration führt.

Zu ähnlichen Resultaten ist in der Neuzeit Woltereck (11) gekommen, freilich auf einem anderen Wege. Derselbe versuchte durch reichliche Nahrung und mittlere bis hohe Temperatur das Auftreten der Gamogenesis zu verhindern. Es ist ihm wirklich gelungen, eine Kultur von *Daphnia pulex (obtusa)* über ein Jahr lang in reiner parthenogenetischer Fortpflanzung zu erhalten, während Kolonien derselben Art im Freien in vier Monaten ihren Zyklus durchmachen. Leider gibt uns Woltereck keine näheren Angaben darüber, ob er nur proterotoke Tiere kultiviert hat oder Tiere aller Geburten. Es ist deshalb nicht zu entscheiden, inwieweit hier eine Wirkung der günstigen äußeren Bedingungen vorliegt oder ob die Resultate einfach dadurch zu erklären sind, dass eine unbewusste Selektion proterogenotoker Tiere stattgefunden hat; dieselben besitzen aber, wie ich schon erläutert habe, bis in die letzten Generationen hinein eine sehr starke Tendenz zur Parthenogenesis.

Auf den Einfluss des Hungers lassen sich ferner noch folgende Erscheinungen zurückführen[20]):

20) Alle Angaben beziehen sich auf *Simocephalus*.

1. Die Zahl der Würfe hungernder Tiere beträgt nicht mehr als 4—5 (s. Tab. 19).

2. Die Zahl der Eier wird stark reduziert. In einer Kolonie, die schon längere Zeit (über eine Generation) dem Hunger ausgesetzt war, kann man sehr selten Tiere mit mehr als 2—3 Eiern finden (s. Tab. 19).

3. Die Größe der Eier wird ebenfalls vermindert: eine statistische Berechnung aller Fälle (175), die ich genauer untersucht habe, ergab eine Mittelgröße von 82,12 mm (Zimmertemperatur — Nahrung — 89,34 mm).

4. Die Größe der neugeborenen Tiere nimmt ab; eine statistische Berechnung aller Fälle (322) ergab die Mittellänge von 0,66 mm (Zimmertemperatur — Nahrung — 0,68 mm).

5. Das Tempo der Entwickelung wird verzögert: Die Zwischenzeit von Geburt zu Geburt beträgt 4—7 Tage (in Futterkulturen 3,14—4,75 Tage).

6. Das durchschnittliche Wachstum zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Häutungen wird verringert: Die Mittelwerte des Wachstums von Häutung zu Häutung betragen bei Berechnung sämtlicher Häutungen 0,100 mm (gegenüber 0,124 mm in Futterkulturen). Bei Berücksichtigung nur der ersten 6 Häutungen 0,125 mm (gegen 0,196 mm der Futterkulturen).

Die Tiere erreichen ihre Geschlechtsreife gewöhnlich bei einer späteren Häutung (5. oder 6.) mit einer Länge von 1,33—1,41 mm (in der Nahrung 1,50 mm). Die größten Tiere waren 1,66 mm lang (in der Nahrung 2,50 mm).

Fassen wir die durch die Einwirkung des Hungers erzielten Resultate zusammen, so stellen wir demnach fest:

1. Bei allmählicher Überführung in den Hungerzustand begünstigt derselbe die gamogenetische Fortpflanzung.

2. Der Hunger führt bei exzessiver und langandauernder Einwirkung zur Degeneration.

3. Er reduziert die Zahl der Eier und Würfe.

4. Er vermindert die Größe der Eier und der neugeborenen Tiere.

5. Er verlangsamt die Entwickelungsgeschwindigkeit.

6. Er vermindert das Wachstum zwischen zwei Häutungen.

VII. Einfluss der Stoffwechselprodukte.

In der letzten Zeit ist Langhans (12) durch Experimente und Beobachtungen zu der Ansicht gekommen, dass die von den Tieren selbst produzierten Stoffwechselprodukte einen großen Einfluss auf die Lebens- und Fortpflanzungserscheinungen der Daphniden besitzen. Er hielt nämlich vier verschiedene Arten von *Daphnia* (*magna*, *pulex*, *obtusa* und *longispina*) in Einzelkulturen und Massen-

kulturen (die Genealogie der Tiere fehlt) und beobachtete, dass bei den letzteren die Vermehrung der Individuenzahl nach kurzer Zeit aufhört und bei einer großen Anzahl von Tieren degenerative Organisationsstörungen (Unregelmäßigkeit der Häutung, Herabsetzung der Fruchtbarkeit, Verlangsamung der Entwickelung, große Sterblichkeit u. s. w.) eintreten. Er bemerkte auch, dass die Dauereibildung stets zur Zeit des Maximums der Individuenzahl einsetzt. In den Einzelkulturen dagegen werden alle diese Erscheinungen vermisst. Langhans hat nun die Behauptung ausgesprochen, dass alle diese Erscheinungen als das Resultat der Ansammlung und der schädlichen Wirkung der Exkretstoffe der Tiere zu betrachten sind und suchte diese Auffassung auch auf das Leben im Freien zu übertragen. Ich glaube, dass diese Schlussfolgerung nicht ganz berechtigt ist. Denn es ist ganz natürlich, dass in einer Massenkultur, wo Nachkommen aller Geburten miteinander vermischt sind, sowohl gamogenetische als auch metagenotoke degenerierte Tiere in größerer Zahl auftreten müssen, während bei Einzelkulturen, wo gewöhnlich nur kräftige proterotoke Tiere weiter gezüchtet werden, solche Erscheinungen viel seltener sind oder gar nicht auftreten.

Auch die Tatsache, dass die Dauereibildung stets zur Zeit des Maximums der Individuenzahl eintritt, wie ich auch oben angegeben habe, ist nicht durch den Einfluss eines äußeren Faktors zu erklären, sondern durch das relativ späte Auftreten der gamogenetischen Tiere und durch ihre langsame Entwickelung.

Damit will ich natürlich nicht bestreiten, dass die Bestimmung der Individuenzahl in einem Kulturglas von den Exkretstoffen der Tiere abhängig sein kann; aber auch diese Wirkung ist nicht ganz klar erwiesen, da manchmal in ganz kleinen Gläsern — wie auch Woltereck (11, S. 169) angibt — eine ungeheure Menge von Individuen zusammenleben können, ohne dabei irgendeine Schädigung zu zeigen.

Um das Vorhandensein einer spezifischen Wirkung der Stoffwechselprodukte auf die Fortpflanzungsverhältnisse zu kontrollieren, habe ich folgendes Experiment angestellt: Ich habe das Wasser zweier verschiedener Kolonien von *Simocephalus*, von denen die eine in parthenogenetischer, die andere in beginnender geschlechtlicher Fortpflanzung sich befanden, umgetauscht. Die parthenogenetische Kolonie gehörte der 11. Generation an und bestand aus 93 Tieren: 24 Weibchen mit Subitaneiern, 41 unreifen Weibchen und 28 neugeborenen Tieren[21]).

Die geschlechtliche Kolonie gehörte der 13. Generation an und bestand aus 113 Tieren, nämlich 12 Weibchen mit Subitaneiern,

21) Vor der ersten Häutung konnte ich an den sekundären Geschlechtscharakteren das Geschlecht der Tiere nicht unterscheiden.

3 Weibchen mit Ephippien, 64 unreifen Weibchen und 34 neugeborenen Tieren. Ich tauschte das Wasser am 31. Dezember 1909 um und untersuchte in den nächsten Tagen die beiden Gläser sorgfältig. Am 4. Januar 1910 waren in der parthenogenetischen Kultur der 11. Generation 74 Tiere und zwar 26 mit Subitaneiern, 25 unreife Weibchen, 23 neugeborene; also keine Spur von gamogenetischer Fortpflanzung. In der geschlechtlichen Kultur der 13. Generation waren 123 Tiere, nämlich 10 Weibchen mit Subitaneiern, 14 Weibchen mit Ephippien, 69 unreife Weibchen, 1 Männchen und 29 Neugeborene. Die Gamogenesis war also weiter fortgeschritten, obgleich die Tiere in neues, aus einer parthenogenetischen Kultur stammendes Wasser gebracht worden waren. Daraus ist zu schließen, dass die Beschaffenheit des Wassers keine spezifische Wirkung auf die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden besitzt.

Aus allen diesen Erörterungen kann man nun den Schluss ziehen, dass die Konzentration der von den Tieren produzierten Stoffwechselprodukte eine Rolle bei der Bestimmung der Zahl in einem beschränkten Raum zusammenlebender Tiere spielen kann, dass es aber bis jetzt nicht bewiesen ist, dass sie auch eine spezifische Wirkung auf andere Lebenserscheinungen der Tiere besitzt und dass sie sogar als ein im Freien wirkender Faktor betrachtet werden müsse.

VIII. Einfluss der chemischen Reaktion des Wassers.

Da in meinen Kulturgläsern, wo mehrere Tiere zusammenlebten und wo natürlich gamogenetische Tiere öfters aufzufinden waren, immer eine stärkere alkalische Reaktion festzustellen war, als im Wasser der Einzelkulturen, habe ich es als möglich betrachtet, dass die alkalische Beschaffenheit des Wassers ein die gamogenetische Fortpflanzung begünstigender Faktor sei. Um die Richtigkeit dieser Vermutung zu prüfen, kultivierte ich einige kräftige Weibchen der proterogenotoken Periode in einer sauer reagierenden Flüssigkeit (allmählicher Zusatz von Zitronensäure), andere, Geschwister der ersteren, in einer alkalisch reagierenden Flüssigkeit (allmählicher Zusatz von Natrium carbonicum), während ich eine Kontrollkultur unter normalen Kulturbedingungen führte. Die Tiere bildeten in allen drei Kulturen Subitaneier. Der einzige Unterschied bestand darin, dass die in den unnatürlichen Verhältnissen kultivierten Tiere eine große Sterblichkeit und eine langsamere Entwickelung zeigten.

Dieses Experiment wiederholte ich dreimal, immer mit proterotoken Exemplaren von *Simocephalus* und bekam überall negative Resultate. Die Art der Reaktion des Wassers scheint also ohne spezifische Bedeutung auf die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden zu sein.

IX. Cytologische Befunde und theoretische Erörterungen.

Für die eigentümlichen Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden, welche in den voranstehenden Kapiteln besprochen wurden, hat in der letzten Zeit Issakowitsch (7) auf Grund der Kernplasmarelationstheorie R. Hertwig's eine kausale Erklärung versucht. Wie es aus Untersuchungen R. Hertwig's (16) und seines Schülers M. Popoff an Protozoen (*Actinosphaerium*, *Paramaecium*, *Dileptus*, *Didinium*, *Frontonia*, *Stylonychia*) sich herausgestellt hat, führt fortgesetzte Teilung eines Tieres zur übermäßigen Vergrößerung seiner Kernmasse im Verhältnis zum Protoplasma und damit unter Umständen zu einem Depressionszustand. Die Tiere haben in diesem Zustand nicht mehr die Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren und gehen zugrunde, wenn nicht eine Reorganisation ihres Baues durch Eliminierung eines Teils der Kernmasse oder durch Befruchtung eintritt. Diesen Tatsachen zufolge hat nun Issakowitsch die Vermutung ausgesprochen, dass die Fortpflanzungserscheinungen der Daphniden auf diesem Wege einer einfachen kausalen Erklärung zugänglich sind. Die fortgesetzte parthenogenetische Fortpflanzung ähnlich wie die agame Teilung bei den Protozoen führt zu einer Störung der Kernplasmarelation zugunsten der Kernmasse und damit zu einem Depressionszustand. Die Eierstockepithelzellen der in Depression befindlichen Tiere können infolge ihrer herabgesetzten Lebenstätigkeit nicht mehr den Eiern die zu ihrer Entwickelung genügende Nahrung zuführen, so dass die letzteren zur Auflösung und Absorption anderer jüngerer Keimgruppen gezwungen sind. Da aber auch die Eier selbst zum größten Teil sich in Depression befinden, können sie sich dieses angehäuften Nährmaterials nicht bemächtigen und verharren in einem Ruhezustand. So entstehen die durch ihre auffallende Größe charakterisierten Dauereier, die befruchtet werden müssen, um sich entwickeln zu können; sonst gehen sie zugrunde, wie das in ähnlicher Weise auch bei den in Depression befindlichen Protozoen vorkommt. Gegen diese einfache und konsequente Erklärung Issakowitsch's könnte man einwenden, dass sie ganz theoretischer Natur war; sie ist deshalb von Strohl (9b) energisch bekämpft worden.

Um die Richtigkeit dieser theoretischen Auffassung und die Möglichkeit ihrer Anwendung auf die Fortpflanzungsverhältnisse der Daphniden zu prüfen, fixierte ich einen großen Teil meiner Kulturtiere[22]) und suchte ein Gewebe, auf welchem genaue Bestimmungen der Zellen- und Kerngröße durchführbar wären. Als solches erwies sich das Epithelialgewebe des Darmes, welches aus polygonalen abgeplatteten Zellen besteht und leicht auf Zupfpräparaten[23]) zu studieren ist.

22) Wegen der Einfachheit der Methode mit Carnoy'scher Flüssigkeit.

23) Als Färbungsmethode habe ich bis jetzt nur Boraxkarmin angewandt.

Das umfangreiche Material, welches ich zur Lösung dieser Fragen einlegte, konnte ich bis jetzt aus Mangel an Zeit nur teilweise verarbeiten, deshalb sind noch meine Untersuchungen sehr beschränkt und können nicht als endgültige Lösung der Frage angesehen werden; da sie aber bedeutende Unterschiede in der Größe der Zellen und Kerne in verschiedenen Phasen der Fortpflanzung und bei verschiedenen Kulturbedingungen zeigen, werde ich diese hier besprechen und durch einige Zeichnungen erläutern (s. Taf. 3).

Die Fig. 1 zeigt eine Zahl von Darmzellen eines parthenogenetischen Weibchens der vierten Generation (Kultur Md) von *Moina* aus der ersten Geburt (proterogenotoke Periode) im Stadium der ersten Eibildung mit einer Totalgröße von 1,15 mm (Länge) zu 0,66 mm (Breite), welches in der Wärme geboren und kultiviert war.

Die Fig. 2 zeigt eine Zahl von Darmzellen eines parthenogenetischen Weibchens der zweiten Generation (Kultur Mb) ebenfalls von *Moina* aus der ersten Geburt (proterogenotoke Periode) in demselben Stadium der ersten Eibildung, von 1,20 mm Länge zu 0,93 mm Breite, welches der Zimmerkultur entstammte.

Die Fig. 3 lieferte ein parthenogenetisches Weibchen der vierten Generation (Kultur Mb) von *Moina* aus der zweiten Geburt (Übergang von der Parthenogenesis zur Gamogenesis) in demselben Stadium der ersten Eibildung, von 1,33 mm Länge zu 0,83 mm Breite, aus der Zimmerkultur.

Die Fig. 4 gehört einem Ephippialweibchen der vierten Generation (Kultur Mb) von *Moina* an, aus der zweiten Geburt (Geschwister des Tieres der Fig. 3) bei der ersten Eibildung, von 1,36 mm Länge zu 0,90 mm Breite, aus der Zimmerkultur.

Die Fig. 5 gehört einem Tier der dritten Generation (Kultur Mb) von *Moina* an, aus der ersten Geburt (proterogenotoke Periode) bei der zweiten Eibildung, von 1,21 mm Länge zu 0,68 mm Breite, aber aus einer Hungerkultur bei Zimmertemperatur.

Die Fig. 6 zeigt ebenfalls Darmzellen eines parthenogenetischen Weibchens von *Simocephalus* der zweiten Generation (Kultur Sa) aus der ersten Geburt (proterogenotoke Periode) bei der ersten Eibildung, von 1,58 mm Länge zu 1,06 mm Breite, aus einer Zimmerkultur.

Die Fig. 7 endlich zeigt Darmzellen eines parthenogenetischen Weibchens von *Simocephalus* der dritten Generation (Kultur Sa) aus der ersten Geburt (proterogenotoke Periode) bei der ersten Eibildung, von 1,53 mm Länge zu 1,0 mm Breite, aus einer Kältekultur.

Vergleicht man die Figuren 2, 3 und 4, welche die Verhältnisse unter normalen Kulturbedingungen (Zimmertemperatur — Nahrung) zeigen, miteinander, so sieht man, dass Zellgröße, Korngröße und Chromatinreichtum von der parthenogenetischen (Fig. 2) bis zur gamogenetischen Periode (Fig. 4) beträchtlich zunehmen.

Der Übergang also von der Parthenogenesis zur Gamogenesis bringt eine Vergrößerung der Zellen, der Kerne und des Chromatinreichtums mit sich.

Wenn man nun die Zellen eines in der Wärme gezüchteten proterogenotoken Tieres (Fig. 1) mit den Zellen eines in der Zimmertemperatur kultivierten ähnlichen Tieres (Fig. 2), vergleicht, so sieht man, dass im ersten Fall die Zellen und Kerne kleiner sind als im zweiten. Die Wärme also verkleinert nicht bloß die Tiere im ganzen, sondern auch ihre histologischen Elemente. Die kleinere Gestalt der Tiere in der Wärme ist damit nicht auf die Beschränkung der Zahl der Zellen, sondern auf die Verkleinerung der Zellen zurückzuführen.

Aus einer Vergleichung der Fig. 5 mit der Fig. 2 geht hervor, dass auch der Hunger (unvermittelte, plötzliche Nahrungsentziehung) eine beträchtliche Vergrößerung der Zellen bewirkt.

Bei *Simocephalus* scheinen diese Unterschiede nicht so beträchtlich zu sein — deshalb ist vielleicht dieser Art weniger empfindlich gegen äußere Einwirkungen als *Moina* —, auch die Isolation des relativ kleineren Darmes ist nicht so einfach wie bei *Moina*. Ich habe daher *Simocephalus* wenig untersucht; der Vergleich der beiden auf *Simocephalus* sich beziehenden Figuren (6 u. 7) lehrt aber, dass auch hier Unterschiede bestehen zwischen den Zellen eines proterogenotoken Tieres, welches in der Zimmertemperatur kultiviert war, und eines ebenfalls proterogenotoken Weibchens, welches in der Kälte geboren und aufgewachsen ist. Die Kälte wirkt also umgekehrt wie die Wärme, indem sie die Zellen vergrößert.

Dass diese wenigen Fälle, die ich hier anführe, eine vollständige Beweiskraft besitzen, kann ich natürlich nicht behaupten. Zur Lösung dieser wichtigen Frage müssen eingehendere Untersuchungen angestellt werden; vor allem muss die Variationsgröße der Darmzellen eines und desselben Tieres, ferner von Tieren, die unter gleichen äußeren Bedingungen gezogen wurden und demselben Stadium der Kultur entstammen, genau festgestellt werden.

Immerhin ist es nicht wahrscheinlich, dass die hier angegebenen so beträchtlichen Größenunterschiede individuelle Verschiedenheiten darstellen. Wenig wahrscheinlich scheint mir auch die Annahme, sie seien einfache Zufallsprodukte, da diese zytologischen Befunde in voller Übereinstimmung mit den oben angegebenen Resultaten der Züchtung stehen. Es war ja bestätigt, dass die Wärme die Parthenogenesis begünstigt, während Kälte und Hunger eine entgegengesetzte Wirkung besitzen. Ganz analoge Ergebnisse liefert die zytologische Untersuchung: die parthenogenetischen Tiere besitzen kleinere Zellen und Kerne als die gamogenetischen; die Wärme verkleinert die Größe der Zellen und Kerne, wirkt also zugunsten der Parthenogenesis. Kälte und Hunger vergrößern die Zellen und Kerne, wirken also zugunsten der gamogenetischen Fortpflanzung.

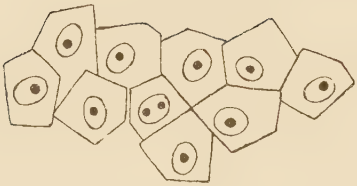


Fig. 1.

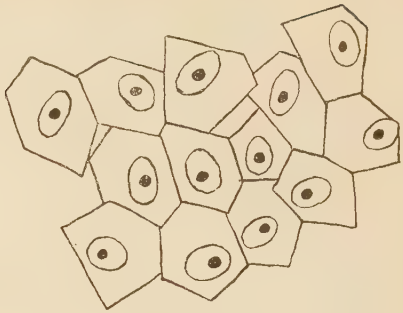


Fig. 2.

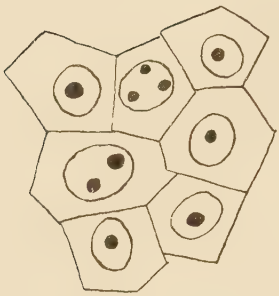


Fig. 3.

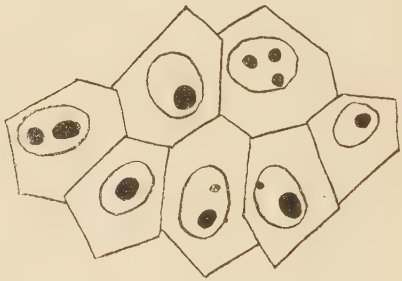


Fig. 4.

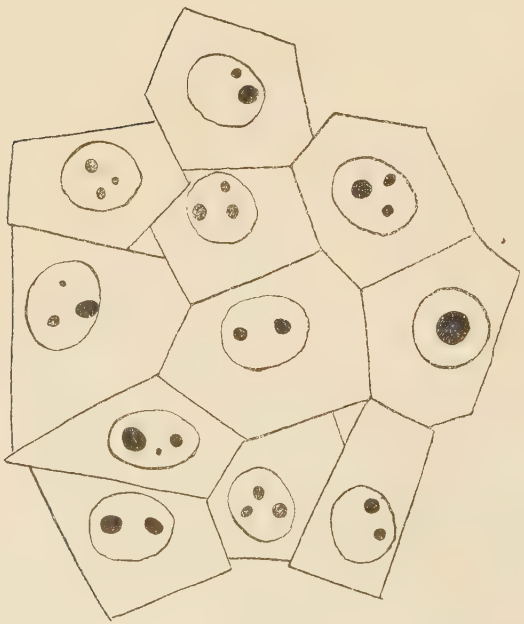


Fig. 5.

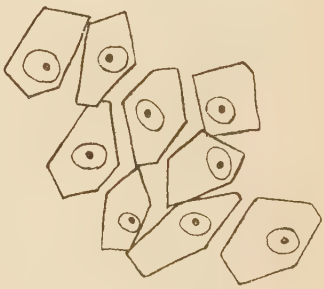


Fig. 6.

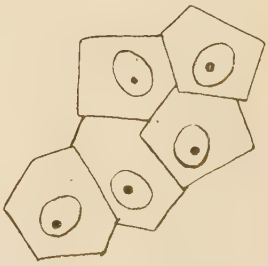


Fig. 7.

Tafel III.

Konturzeichnungen von Darmzellen aus *Simocephalus* (Fig. 6—7) und *Moina* (Fig. 1—5). Ocul. 8, Obj. 7, Tub. 15.

Diese interessanten Beobachtungen, welche zugunsten der Kernplasmarelationstheorie R. Hertwig's und der auf Grund derselben von Issakowitsch gegebenen Erklärung der Fortpflanzungsverhältnisse bei Daphniden sprechen, haben meine Auffassung über die Wirkung der äußeren Faktoren modifiziert. In meiner vorläufigen Mitteilung (18) vertrat ich die Ansicht, dass die äußeren Faktoren nur eine ganz beschränkte Wirkung ausüben, welche nur in einer kurzen Periode — der des Übergangs von der Parthenogenesis zur Gamogenesis — zur Geltung gelangt. Ich habe jetzt die Auffassung gewonnen, dass die damals geäußerte Ansicht eine Einschränkung erfahren muss; ich glaube, dass die früher von mir erzielten negativen Resultate bei Hunger- und Kälteeinwirkung dadurch bedingt sind, dass die beiden Faktoren zu rasch und unvermittelt einwirkten. Eine derartige exzessive Wirkung verändert die Zellen über die Grenzen hinaus, innerhalb deren sie ihre physiologischen Funktionen in normaler Weise auszuüben imstande sind. Infolgedessen können die Tiere unter solchen Bedingungen sich nicht mehr normal entwickeln und sterben nach längerer oder kürzerer Zeit infolge fortschreitender Degeneration ab[24]). Deshalb betrachte ich weder meine Experimente noch die aller früheren Experimentatoren, von denen dieselben Methoden angewandt worden sind, als genügend, um von dem Grad der Wirkung der äußeren Faktoren ein richtiges Bild zu geben.

Dass aber eine solche Wirkung existiert und dass die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Daphniden (wenigstens bei den von mir geprüften Arten) nicht unabhängig von äußeren Einflüssen vor sich gehen, das scheint mir aus den oben gemachten Erklärungen als sicher bewiesen zu sein.

Ich möchte meine Arbeit nicht abschließen, ohne nicht meinem verehrten Lehrer, Herrn Professor Richard von Hertwig, für die mir erteilten Anregungen und Ratschläge, sowie Herrn Professor Richard Goldschmidt und Herrn Dr. Max Jörgensen für das meine Untersuchungen fördernde Entgegenkommen aufrichtig zu danken

Erklärung der Zeichen.

◯ = parthenogenetische ♀,
⊙ = ♂,
◑ = Ephippialweibchen,
◐ = nicht auf ihre Geschlechtlichkeit geprüfte ♀.
● = degenerierte Tiere.

24) Interessant ist, dass im Hungerzustand nicht bloß das Aussterben meiner Kulturen früher eintrat, sondern auch die Zellenveränderungen beträchtlich größer waren, was es noch unwahrscheinlicher macht, die Zellveränderungen als zufällige anzusehen.

Literaturverzeichnis.

1. O. F. Müller: Entomostraca seu insecta testacea, Lipsiae et Hanviae 1785.
2. Sir John Lubbock: An account of the two methods of Reproduction in *Daphnia* and of the structure of the ephippium. Philosoph. Transact. of Royal Soc. Lond. Bd. 5, 1857.
3. W. Kurz: Über androgyne Missbildung bei Cladoceren. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. 69, 1874.
4. Schmankewitsch: Über das Verhältnis der *Artemia salina* zur *Artemia Mühlhausenii* und dem Genus *Branchipus*. Ztschr. f. wiss. Zool. Supplementband zum 25. Band 1875.
5. A. Weismann: Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Abh. 7. Ztschr. f. wiss. Zoologie Bd. 33, 1880.
6. L. B. de Kerhervé: a) De l'apparition provoquée des ephippies chez les Daphnies (*Daphnia magna*). Mém. soc. zool. France T. 5, 1892.
   b) De l'apparition provoquée des mâles chez les Daphnies. Mém. soc. zool. France T. 8, 1895.
7. Issakowitsch: a) Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. 69, 1906.
   b) Es besteht eine zyklische Fortpflanzung bei den Daphniden, aber nicht im Sinne Weismann's. Biol. Centralbl. Bd. XXVIII, 1908.
8. Keilhack: Zur Biologie von *Polyphemus pediculus*. Zoolog. Anzeig. Bd. 30, 1906.
9. Hans Strohl: a) Die Biologie von *Polyphemus pediculus* und die Generationszyklen der Cladoceren. Zool. Anz. Bd. 32, 1907.
   b) Polyphemusbiologie, Cladocereneier und Kernplasmarelation. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiologie und Hydrographie Bd. I, 1908.
10. Olga Kuttner: Untersuchungen über Fortpflanzungsverhältnisse und Vererbung bei Cladoceren. Intern. Rev. d. ges. Hydrobiol. und Hydrogr. Bd. II, 1909.
11. R. Woltereck: Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verh. d. deutsch. zool. Gesellsch. auf der 19. Jahresversamml. zu Frankfurt a. M., 1909.
12. V. H. Langhans: Über experimentelle Untersuchungen zu Fragen der Fortpflanzung, Variation und Vererbung bei Daphniden. Ibid.
13. Th. Stingelin: Über jahreszeitliche, individuelle und lokale Variation bei Crustaceen nebst einigen Bemerkungen über die Fortpflanzung bei Daphniden und Lynceiden. Forschungsber. der biolog. Station zu Plön. V. Teil, 1897.
14. Paul Kapterew: Experimentaluntersuchungen über die Frage vom Einflusse der Dunkelheit auf die Gefühlsorgane der Daphnien. Biol. Centralbl. Bd. XXX, 1910.

15. Wolfgang Ostwald: Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphismus bei Daphniden. Archiv für Entwickelungsmechanik, 18. Bd., 1904.

16. R. Hertwig: a) Über physiologische Degeneration bei Protozoen. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München 1900, 1. Heft.

b) Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. München. Sitzungen v. 1. Nov. 1902 u. 19. Mai 1903.

c) Über Korrelationen von Zell- und Kerngröße und ihre Bedeutung für die geschlechtliche Differenzierung und die Teilung der Zelle. Biol. Centralbl. Bd. XXIII, Nr. 2, 1903.

d) Über das Problem der sexuellen Differenzierung. Verh. d. deutsch. zool. Ges. in Breslau, 1905.

e) Über neue Probleme der Zellenlehre. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1, 1908.

17. M. Popoff: a) Depression der Protozoenzelle und der Geschlechtszellen der Metazoen. Arch. f. Protistenk. Festschr. f. R. Hertwig 1907.

b) Experimentelle Zellstudien. Arch. f. Zellforsch. Bd. I, 1908 u. III, 1909.

18. G. Papanicolau: Bedingungen der sexuellen Differenzierung bei Daphniden. Biol. Centralbl. Bd. XXX, 1910, S. 430—440.

Lebenslauf.

Ich wurde geboren am 13. Mai 1883 als Sohn des Arztes N. Papanicolau in Kymi (Griechenland) und besuchte von 1887 bis 1898 die Volksschule und das Gymnasium in Athen; im Jahre 1898 bezog ich die Universität zu Athen, um mich dem Studium der Medizin zu widmen. Im Jahre 1903 wurde ich zum Dr. med. an derselben Universität ernannt und von 1904 bis 1906 genügte ich meiner Militärpflicht im Sanitätskorps. Inzwischen bestand ich das medizinische Staatsexamen. Nachdem ich einige Monate praktiziert hatte, ging ich nach Deutschland, um mich dem Studium der Zoologie zu widmen. Die beiden ersten Semester (1907 bis 1908) studierte ich in Freiburg i. Br., die übrigen vier (1908 bis 1910) in München.